ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 86

1

ЯНВАРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2001

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 86

№ 1—12



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
«НАУКА»
2001

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ОТДЕЛЕНИЕ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Ответственный редактор номера **К. Л. Виноградова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко*. Технический редактор *Н. К. Румянцева*
Корректоры *О. Ю. Гуршева* и *Е. В. Торопова*
Компьютерная верстка *Л. Н. Напольской*

Министерство печати и массовой информации РФ
рег. № 0110163 от 4.02.93
Дата публикации «Ботанического журнала», т. 85, № 12: 25.12.2000
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 25.12.2000. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 15.0. Уч.-изд. л. 18.8. Тираж 455 экз. Тип. зак. № 580. С 298

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1. nauka@aspid.nw.ru «Ботанический журнал». Телефон (812)328-62-91

Санкт-Петербургская типография «Наука» РАН 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

УДК 581.32 (582.594.2)

© И. И. Шамров

МОРФОГЕНЕЗ СЕМЯЗАЧАТКА И СЕМЕНИ У *LISTERA OVATA* (*ORCHIDACEAE*)

I. I. SHAMROV. THE OVULE AND SEED MORPHOGENESIS IN *LISTERA OVATA* (*ORCHIDACEAE*)

Прослежен генезис структур семязачатка и семени у *Listera ovata*. Завязь нижняя, синкарпная, плацентация париетальная. Примордий семязачатка состоит из 3 слоев: эпидермы, субэпидермального слоя и осевого ряда клеток под археспориальной клеткой. Семязачаток анатропный, медионуцеллятный, битегмальный, лептохалазальный и фуникулярный. Нуцеллус представлен эпидермой и однослойной латеральной областью. Развитие интегументов идет в соответствии с дермальным типом. Обнаружено, что внутренний интегумент формируется лишь из наружных производных, возникающих при первых периклинальных делениях клеток эпидермы примордия семязачатка. Гипостаза дифференцируется непосредственно под мегаспороцитом и в сформированном семязачатке образована однослойным диском клеток. Ее тонкостенные клетки разрушаются в период раннего эмбриогенеза. В результате деструкции клеток халазы и гипостазы в халазальной части семени формируется воздушная полость.

Археспорий одноклеточный, преобразуется в мегаспороцит без отделения париетальной клетки. Биспорический зародышевый мешок Allium-типа развивается из нижней клетки диады. Зрелый зародышевый мешок 4-клеточный: яйцеклетка, 2 синергиды и центральная клетка с 3 ядрами; антиподы отсутствуют. Ядро первичной клетки эндосперма далее не делится. Эмбриогенез происходит по Onagrad-типу. Зародыш в зрелом семени глобулярной формы и характеризуется слабой гистогенной дифференциацией.

Ключевые слова: морфогенез, семязачаток, семя, *Orchidaceae*, *Listera ovata*.

Эмбриологии орхидных посвящена обширная литература. Рассмотрены главным образом процессы мегаспорогенеза, формирования зародышевого мешка, специфика оплодотворения, а также строение зародыша и эндосперма. Начальные этапы формирования семязачатка, а именно инициация примордия семязачатка и дифференциация структур, а также особенности генезиса нуцеллуса, интегументов и халазы оставались до сих пор слабо исследованными. Ранее нами (Шамров, Никитичева, 1992) были изучены особенности морфогенеза семязачатка и семени у кукушника комарникового *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., относящегося к трибе *Orchideae* подсем. *Orchidoideae* (по системе орхидных Dressler, 1990). Предварительное исследование показало, что у тайника яйцевидного *Listera ovata* R. Br., относящегося к другой трибе (*Neottieae*) этого же подсемейства по-иному формируется примордий семязачатка и, возможно, ему присущ и иной морфогенез семязачатка и семени. В связи с этим было проведено подробное исследование развития и строения семязачатка и семени *L. ovata*, начиная с самых ранних стадий.

Материал и методика

Материал для исследования собирали в течение 1990—1994 гг. в Ленинградской обл. (окрестности ст. Можайская). Его обработку проводили по общепринятым методикам (более подробно см.: Шамров, Никитичева, 1992).

Результаты исследования

Завязь у *Listera ovata* нижняя, синкарпная (состоит из 3 сросшихся плодолистиков). Хорошо выражены 6 дорсальных и 3 вентральных проводящих пучка, от

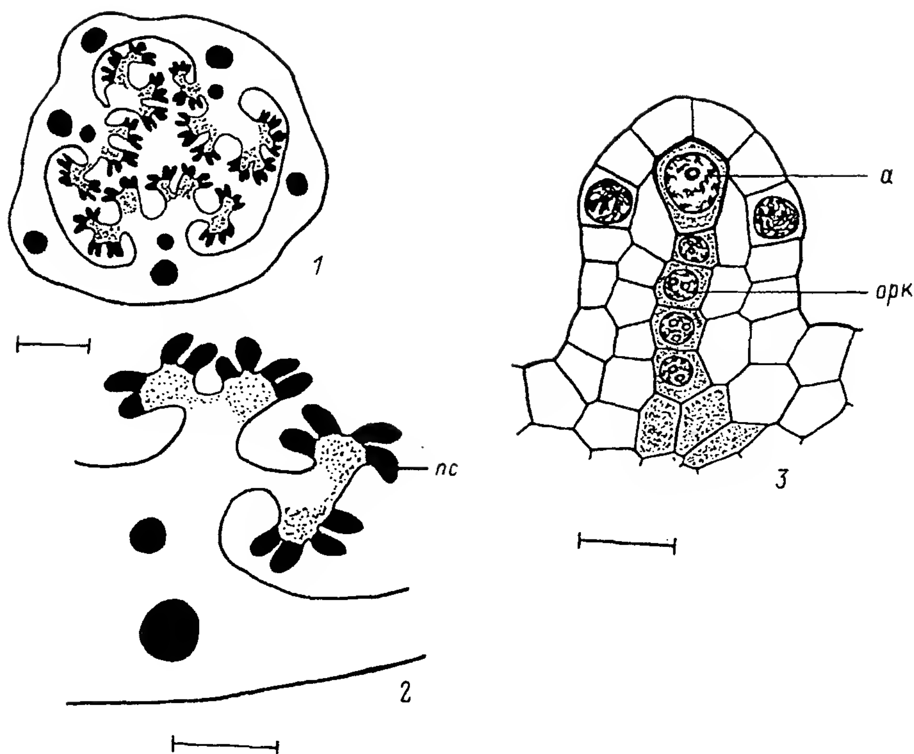


Рис. 1. Ранние стадии развития семязачатка на плаценте у *Listera ovata.*

1, 2 — строение завязи на стадии примордиев семязачатков; *3* — примордий семязачатка на стадии археспориальной клетки. *а* — археспориальная клетка, *орк* — осевой ряд клеток, *пс* — примордий семязачатка. Масштабная линейка: *1, 2* — 0.2 мм, *3* — 0.02 мм.

которых отходят 6 плацентарных пучков из прокамбиальных клеток. Многочисленные семязачатки развиваются на 3 составных **париетальных плацентах** (по классификации, предложенной Э. С. Терехиным и З. И. Никитичевой, 1981). Каждая плацента дихотомически разделена на многочисленные гребни, в апикальной части которых дифференцируются примордии семязачатков (рис. 1, *1*, *2*).

Примордий семязачатка состоит из 3 слоев: эпидермы, субэпидермы и осевого ряда клеток, отличающихся более плотной цитоплазмой и наличием 2—3 ядрышек в каждом ядре (рис. 1, *3*). Первые признаки дифференциации семязачатка на структуры обнаруживаются со стадии мегаспороцита перед мейозом. На уровне основания мегаспороцита клетки эпидермы примордия семязачатка, располагающиеся в виде однослойного валика, начинают активно делиться периклинально (рис. 2, *1*, *4*). Деления являются дифференцирующими: наружные клетки представляют собой инициали внутреннего интегумента, а внутренние клетки — периферические клетки гипостазы. Дифференциация нуцеллуса, а также латеральных и центральных клеток гипостазы осуществляется после редукционного деления в мегаспороците, на стадии диады клеток (рис. 2, *2*). Наружный интегумент также возникает за счет периклинальных делений клеток эпидермы на стадии 4-ядерного зародышевого мешка. В отличие от внутреннего интегумента в его формировании участвуют как наружные, так и внутренние производные (рис. 3, *1*).

У *L. ovata* можно выделить все основные структуры, характерные для семязачатков большинства цветковых растений, несмотря на его сильную редукцию.

Нуцеллус семязачатка представлен эпидермой и субэпидермальным слоем в латеральной области (рис. 2, *2*). Апикальная и базальная области нуцеллуса топографически не выражены. Отличительной особенностью нуцеллуса является асимметрия

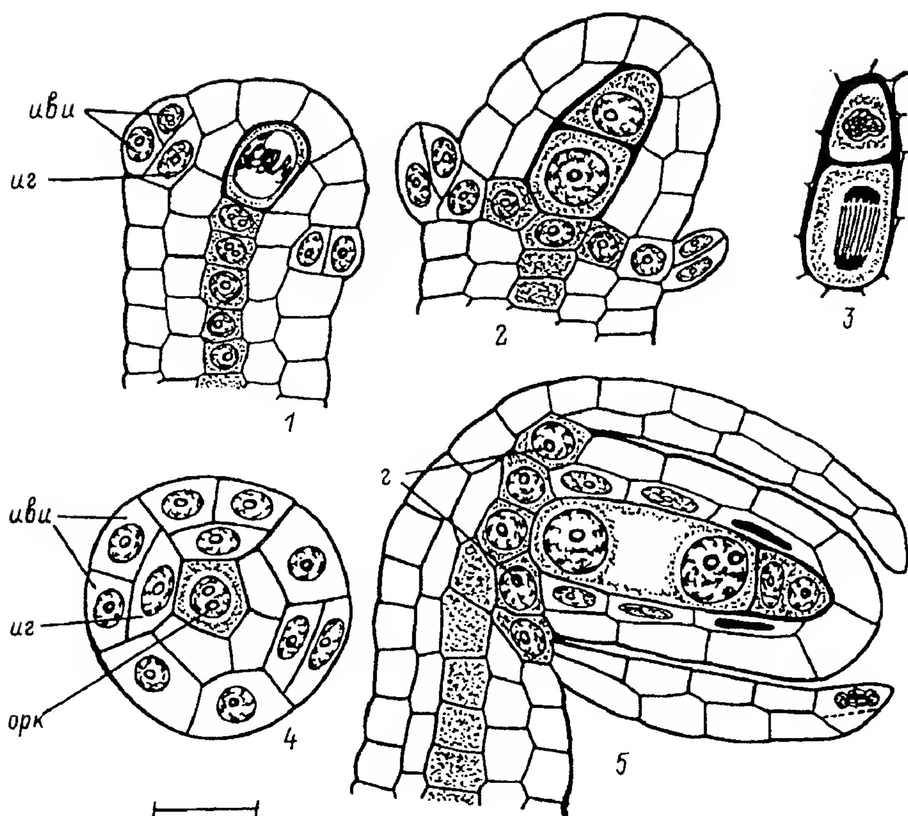


Рис. 2. Строение семязачатка во время мегаспорогенеза у *Listera ovata*.

1, *4* — дифференциация инициалей гипостазы и внутреннего интегумента на стадии мегаспороцита: *4* — поперечный срез; *2*, *3*, *5* — семязачаток в период мегаспорогенеза и образования 2-ядерного зародышевого мешка, формирование единого слоя гипостазы. *г* — гипостаза, *иви* — инициали внутреннего интегумента, *иг* — инициали гипостазы. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка: *1*—*5* — 0.02 мм.

его латерального слоя. Эта асимметрия обнаруживается уже в примордии семязачатка и проявляется в том, что клетки осевого ряда смещены из центрального положения в боковое, а клетки субэпидермального слоя не образуют сплошного кольца на поперечном срезе (рис. 2, *4*). Вследствие этого клетки субэпидермального слоя нуцеллуса в зависимости от плоскости продольного среза выявляются либо с обеих сторон мегаспороцита, либо только с одной стороны, либо не выявляются совсем.

Клетки нуцеллуса продолговатые, вакуолизированные, с ядром вытянутой формы. Начиная со стадии 2-ядерного зародышевого мешка, в верхних клетках субэпидермального слоя обнаруживаются первые признаки деструкции (рис. 2, *5*). Затем в этот процесс вовлекаются нижние клетки субэпидермального и эпидермального слоев (рис. 3, *1*). Однако к стадии зрелого зародышевого мешка полной дегенерации нуцеллуса не происходит (рис. 3, *3*). В виде слоя из сильно сжатых клеток нуцеллус сохраняется еще в период раннего эмбриогенеза (рис. 4, *1*) и обнаруживается как гомогенная бесструктурная пленка на стадии октантов проэмбрио (рис. 4, *4*). В зрелом семени нуцеллус отсутствует (рис. 4, *5*).

Семязачаток битегмальный, оба интегумента являются 2-слойными. Началом возникновения интегументов являются периклинальные деления клеток эпидермы примордия семязачатка, располагающихся в виде однослойного валика на уровне основания мегаспороцита (рис. 2, *2*, *4*). Первые клеточные деления в наружных производных являются неравными и приводят к выделению терминальных инициалей.

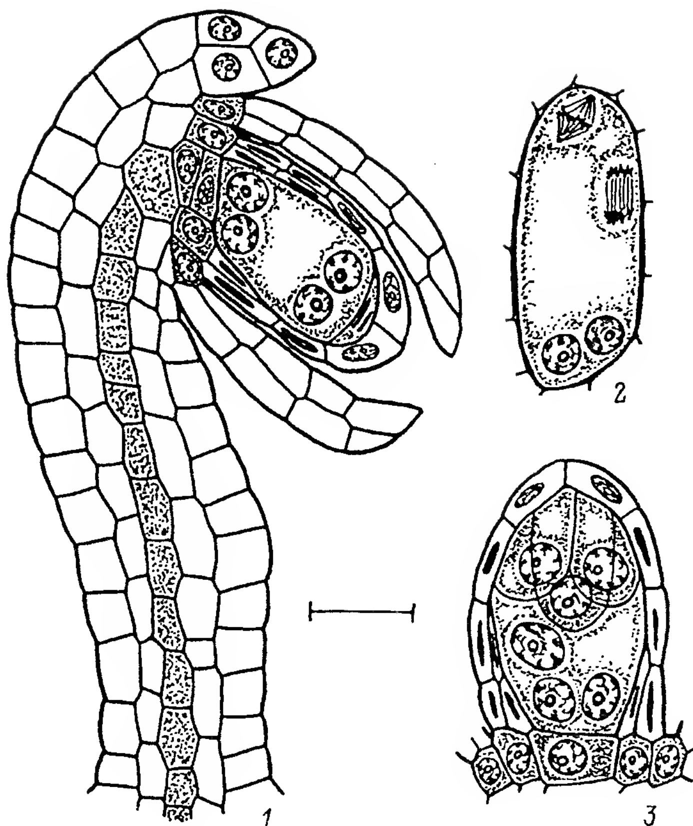


Рис. 3. Семязачаток во время развития зародышевого мешка у *Listera ovata*.

1 — семязачаток на стадии 4-ядерного зародышевого мешка; *2* — деления ядер в микропилярной части 4-ядерного зародышевого мешка; *3* — зрелый зародышевый мешок, начало деструкции клеток нуцеллуса. Масштабная линейка: *1*—*3* — 0.02 мм.

Преимущественно за счет их делений формируются интегументы на первых стадиях развития (рис. 2, *5*; 3, *1*). Значительный интерес представляет ориентация делений терминальных инициалей. Сначала происходит неравное периклинальное деление, при котором наружная клетка оказывается меньше внутренней. Затем осуществляется антиклинальное деление во внутренней клетке, приводящее к вычленению терминальной инициали (рис. 2, *5*). В дальнейшем этот процесс повторяется. В результате многократных делений терминальных инициалей расположение клеток в слоях интегументов приобретает ступенчатый профиль (рис. 3, *1*; 4, *1*). На поздних стадиях развития увеличение интегументов в длину происходит не только за счет деления терминальных инициалей, но и за счет роста растяжением нижележащих клеток.

Внутренний интегумент, начинающий развиваться первым, формирует микропиле. Наружный интегумент в сформированном семязачатке не дорастает до уровня внутреннего интегумента. Однако после оплодотворения увеличивается интенсивность деления клеток в наружном интегументе и он оказывается длиннее внутреннего (рис. 4, *1*). Первые признаки деструкции клеток обнаруживаются во внутреннем интегументе (сначала этому процессу подвергаются нижние клетки) (рис. 4, *4*). В дальнейшем происходит полная дегенерация клеток как внутреннего интегумента, так и внутреннего эпидермального слоя наружного интегумента. Семенная кожура образована вытянутыми по длине семени клетками экзотесты, радиальные и внутренние тангенциальные стенки которых являются утолщенными. В месте стыковки

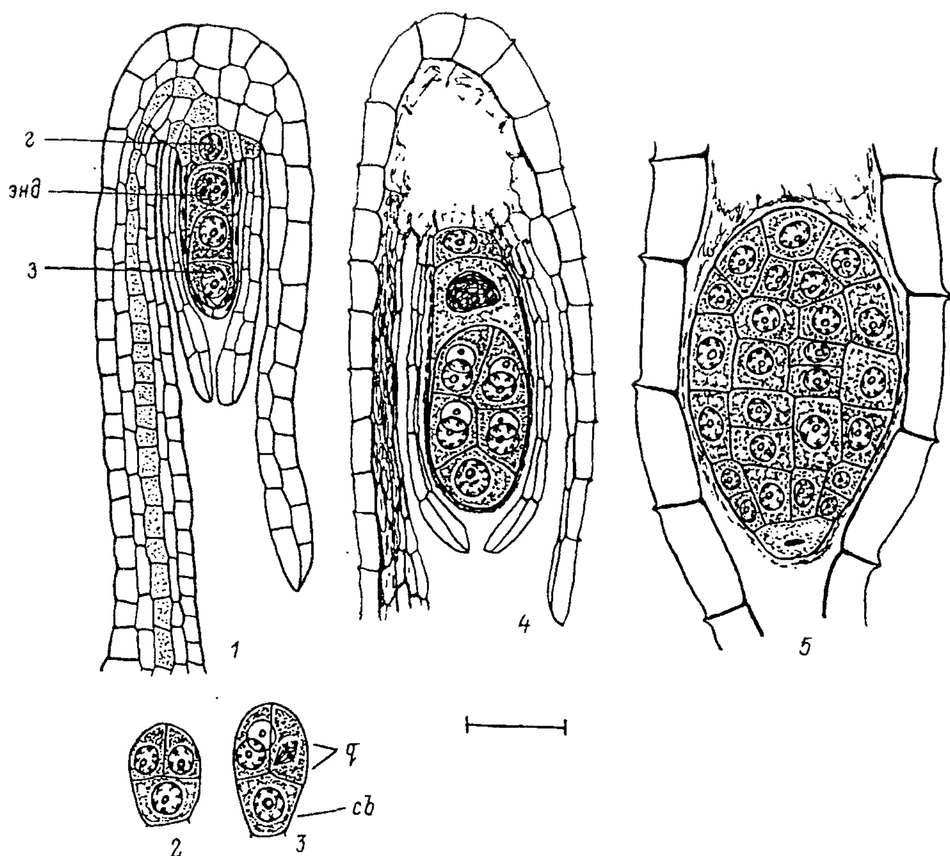


Рис. 4. Семя во время эндоспермо- и эмбриогенеза у *Listera ovata*.

1 — семя на стадии 2-клеточного проэмбрио; *2, 3* — отдельные стадии раннего эмбриогенеза; *4* — семя на стадии октантов в проэмбрио, разрушение клеток халазы и гипостазы и формирование халазальной полости; *5* — зрелое семя. *з* — зародыш, *энд* — эндосперм, *cb, q* — этажи проэмбрио. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2. Масштабная линейка: *1—5* — 0.02 мм.

соседних клеток радиальные стенки образуют выступы, вследствие чего тонкие наружные тангенциальные стенки клеток экзотесты оказываются вогнутыми (рис. 4, *5*).

Халаза в семязачатке *L. ovata* слаборазвитая и представлена небольшой группой клеток (лептохалаза, по Шамрову, 1994б; Shamrov, 1998). На первых стадиях развития это, как правило, 1—2 клетки на продольном срезе (рис. 2, *5*). Затем число ее клеток увеличивается до 5—8 на продольном среде (рис. 3, *1*; 4, *1*). В период раннего эмбриогенеза клетки халазы разрушаются и на их месте формируется воздушная полость (рис. 4, *4, 5*).

Фуникулус очень длинный, состоит из 3 слоев. Проводящий пучок в нем не дифференцируется. Его функцию, вероятно, выполняет центральный слой клеток фуникулуса, который образован более густоплазменными клетками. Центральный слой фуникулуса входит в халазу и контактирует с клетками гипостазы (рис. 2, *2, 5*; 3, *1*; 4, *1*). В процессе развития семени фуникулус разрушается, при этом сохраняется лишь наружный эпидермальный слой, единый для всего семязачатка и семени (рис. 4, *4, 5*).

Гипостаза, дифференцирующаяся как пограничная ткань между нуцеллусом, внутренним интегументом, халазой и фуникулусом, располагается в формирующемся семязачатке в виде диска клеток под мегаспороцитом и затем зародышевым мешком.

Она представлена одним слоем тонкостенных густоплазменных клеток (рис. 2, *2*, *5*; 3, *1*; 4, *1*). Клетки гипостазы гетерогенны: центральная клетка имеет бóльшие размеры (иногда может периклинально делиться — рис. 3, *3*) и более крупное ядро. В периоды развития семени лишь она хорошо выделяется в основании клетки эндосперма и сохраняется более продолжительное время, чем остальные клетки гипостазы (рис. 4, *1*). Гипостаза в зрелом семени не сохраняется; первыми подвергаются деструкции ее латеральные клетки (рис. 4, *4*).

Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка. Археспориальная клетка у *L. ovata* без деления преобразуется в мегаспороцит (рис. 1, 3; 4, *1*). Первое деление мейоза завершается образованием диады клеток, нижняя из которых имеет бóльшие размеры и более крупное ядро (рис. 2, *2*). Мегаспорогенез сопровождается отложением каллозы в оболочке мегаспороцита и клеток диады, при этом больше всего каллоза откладывается в радиальных стенках мегаспороцита и клеток диады и в наружной тангенциальной стенке верхней клетки диады.

Второе деление мейоза происходит лишь в нижней клетке диады, тогда как верхняя клетка обычно дегенерирует (рис. 2, *3*), реже в результате деления ядра она становится 2-ядерной (рис. 2, *5*). В нижней клетке деление ядра не сопровождается цитокинезом, что приводит ее к 2-ядерному состоянию и, фактически, к формированию 2-ядерного зародышевого мешка. Таким образом, зародышевый мешок у *L. ovata* является биспорическим и развивается из нижней клетки диады по Allium-типу. Зародышевый мешок проходит 4-ядерную стадию развития (рис. 3, *3*), после чего делятся лишь микропилярные ядра (рис. 3, *2*). В результате клеткообразования возникает 4-клеточный зародышевый мешок: яйцеклетка, 2 синергиды (нитчатый аппарат не выявляется) и центральная клетка с 3 ядрами; антиподы не формируются (рис. 3, *3*). К моменту оплодотворения ядра в центральной клетке, вероятно, объединяются.

Эндоспермо- и эмбриогенез. После оплодотворения ядро первичной клетки эндосперма далее не делится. Оно сохраняется в период раннего эмбриогенеза (рис. 4, *1*, *4*), постепенно уменьшаясь в объеме и к стадии зрелого семени дегенерирует (рис. 4, *5*). Эмбриогенез происходит в соответствии с Onagrad-типом. Зигота делится поперечной перегородкой (рис. 4, *1*). Базальная клетка образует одноклеточный подвесок, и ее ядро в зародыше зрелого семени находится в состоянии деструкции. Основная часть зародыша образуется из производных апикальной клетки. В апикальной клетке происходят 2 продольных, ориентированных перпендикулярно друг другу деления с образованием квадрантов (стадия *q*) (рис. 4, *2*, *3*). В дальнейшем квадранты делятся периклинально и возникают октанты: 2 этажа по 4 клетки в каждом (рис. 4, *4*). Зародыш в зрелом семени имеет глобулярную форму, не дифференцирован на органы и характеризуется слабой гистогенной дифференциацией. В нем можно выделить слой эмбриодермы и общие инициальные слои периблемы и плеромы (рис. 4, *5*).

Обсуждение

При изучении морфогенеза семязачатка орхидных вопросы инициации примордия семязачатка на плаценте часто оставались вне поля зрения исследователей. Считается, что стимулом к развитию семязачатков является эффект опыления. После опыления париетальные плаценты в завязи образуют систему дихотомически ветвящихся выростов, или гребней, каждый из которых дает примордий семязачатка, состоящий из осевого ряда клеток, окруженных эпидермой (Swamy, 1949; Kimura, 1968; Rao, Sood, 1979; Yeung, Law, 1989; Fredrikson, 1990, и др.).

Исследование *Gymnadenia conopsea* (Шамров, Никитичева, 1992) показало, что немногослойное строение выростов париетальных плацент и необходимость быстрого формирования примордиев семязачатков, которые начинают закладываться только после опыления, приводят к тому, что каждый примордий семязачатка инициируется за счет периклинальных делений одной клетки в субэпидерме плацентарного выроста. Из возникших 2 клеток верхняя клетка делится также периклинально, и это деление

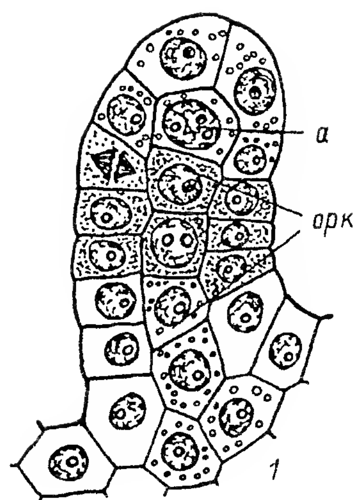
является дифференцирующим. Образуются 2 клетки: археспориальная клетка с более крупным ядром и клетка с меньшим ядром, в результате делений которой возникает осевой ряд клеток под археспориальной клеткой. Следовательно, археспориальная клетка возникает раньше клеток осевого ряда и является его конечной клеткой лишь по положению, а не происхождению, как считали ранее (Heusser, 1915; Swamy, 1949; Fredrikson, 1988; Yeung, Law, 1989). Таким образом, примордий семязачатка у орхидных состоит из эпидермального и субэпидермального слоев и осевого ряда клеток под археспориальной клеткой. Наиболее вариабельным является субэпидермальный слой. Он сильно редуцирован в примордии семязачатка большинства орхидных и представлен лишь археспориальной клеткой (рис. 5, *1*). У *Listera ovata*, а также, вероятно, у *Vanilla planifolia* (Swamy, 1947) субэпидермальный слой хорошо выражен, но является асимметричным и не образует единого кольца клеток на поперечном срезе. С точки зрения концепции цитогистологической зональности в примордии семязачатка орхидных выделены следующие зоны: периферическая, апикальная, переходная, а также базальная (большинство видов) или латеральная (у *L. ovata*) (Шамров, 1994а, 1999; Shamrov, 1998).

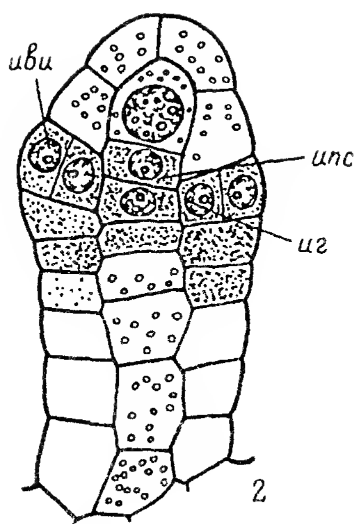
Вопросы дифференциации примордия семязачатка орхидных и закономерности возникновения структур практически не изучены. Большинство авторов отмечают время появления внутреннего и наружного интегументов, их строение и взаимное расположение в процессе развития семязачатка. Исследование, проведенное нами, показало, что отправной точкой дифференциации примордия семязачатка является возникновение внутреннего интегумента. Он инициируется на уровне переходной зоны, дающей инициали гипостазы, после чего верхняя часть примордия над гипостазой преобразуется в нуцеллус, а нижняя — в халазу и фуникулус (рис. 5, *2*, *3*).

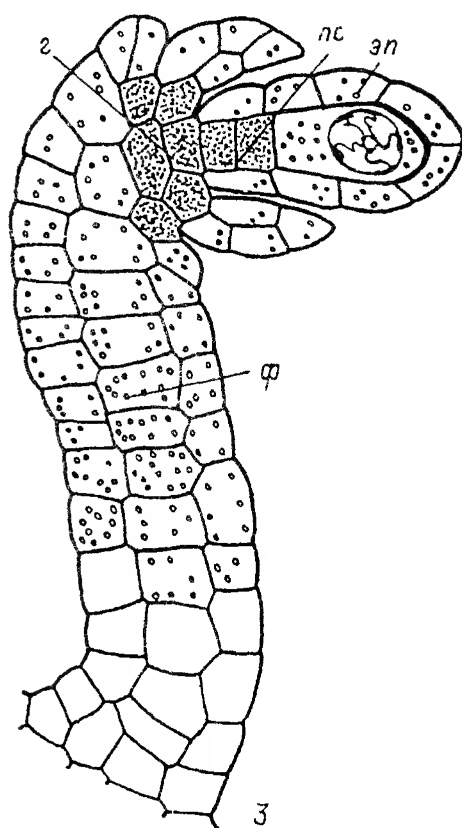
Семязачаток орхидных определяют как тенуинуцеллятный с нуцеллусом, состоящим только из эпидермы, окружающей материнскую клетку мегаспор. Однако, исходя из строения примордия семязачатка, можно полагать, что в состав нуцеллуса кроме эпидермального слоя входят и верхние клетки осевого ряда (постамент) над гипостазой, как то было установлено для *Gymnademia conopsea* (Шамров, Никитичева, 1992) (рис. 5, *3*). Постамент, вероятно, характерен и для некоторых других видов, например *Hetaeria nitida* (Olsson, 1967), *Galeola septentrionalis* (Kimura, 1968). В литературе на эту особенность строения семязачатка часто не обращают внимания, а судить по приведенным рисункам об истинном положении дел довольно сложно, так как граница внутреннего интегумента с другими структурами семязачатка не всегда четко видна. Мы полагаем, что по развитию и строению нуцеллуса семязачаток видов сем. *Orchidaceae* можно определить как медионуцеллятный, относящийся к перманентной, или тенуинуцеллятной, вариации. При этом в зависимости от наличия базальной или латеральной области нуцеллуса выделяются 2 субвариации: базальная (большинство видов) и латеральная (например, *L. ovata*) (Shamrov, 1997, 1998; Шамров, 1999).

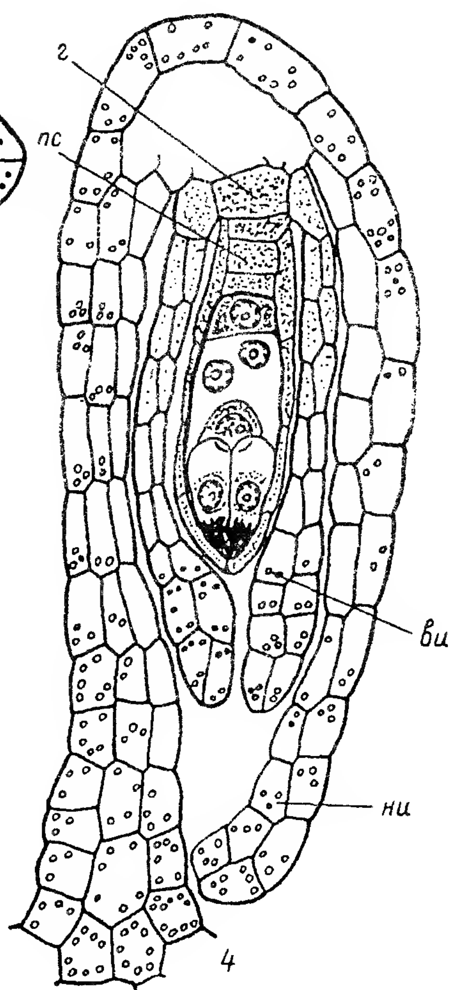
В ряде работ было отмечено, что нуцеллус в семязачатке орхидных дезорганизуется до оплодотворения (Afzelius, 1916; Савина, 1965; Cocucci, Jensen, 1969; Ekanthappa, Arekal, 1977) либо представлен тонкой сильно окрашивающейся мембраной вокруг зародышевого мешка (Olsson, 1967). Ультраструктурное исследование *Epidendrum scutella* (Cocucci, Jense, 1969) показало, что зрелый зародышевый мешок у этого вида окружен толстой гетерогенной оболочкой, состоящей из стенок клеток зародышевого мешка, стенки функционирующей мегаспоры и остатков стенок эпидермальных клеток нуцеллуса.

Необходимо отметить, что среди видов обширного сем. *Orchidaceae* имеются различия в характере и продолжительности существования нуцеллуса. У *Paphiopedilum insigne* (Afzelius, 1916), *Galeola septentrionalis* (Kimura, 1968) в семязачатке перед оплодотворением клетки нуцеллуса сохраняются в халазальной части. У *Epipogium aphyllum* (Afzelius, 1954) нуцеллус на стадии зрелого зародышевого мешка сохраняется полностью. У *Gastrodia elata* (Kusano, 1915), *Cypripedium parviflorum* (Carlson, 1940), *Bulbophyllum neilgherrense*, *Geodorum densiflorum* (Swamy, 1949) нуцеллус


а
орк
1


иви
ипс
иг
2


г
пс
эп
ф
3


г
пс
ви
ни
4

начинает разрушаться в период раннего эмбриогенеза. Результаты нашего исследования свидетельствуют о том, что у *Gymnadenia conopsea* и *Listera ovata* нуцеллус продолжает функционировать и во время раннего эмбриогенеза. Большинство клеток нуцеллуса сдавливаются до бесструктурного слоя, покрытого кутикулой: эпидермального и субэпидермального слоев у *L. ovata* и эпидермального слоя у *G. conopsea* — к стадии октантов проэмбрио, а постамента у *G. conopsea* — к стадии раннего глобулярного зародыша с эмбриодермой. Как постамент, так и эпидерма нуцеллуса у *G. conopsea* являются, вероятно, физиологически активными тканями: в них обнаруживается значительное содержание белков и декстринов, особенно в период формирования зародышевого мешка и на ранних стадиях развития проэмбрио. Подобное заключение было сделано ранее для *Gastrodia elata* (Kusano, 1915): клетки долго сохраняющейся эпидермы нуцеллуса непосредственно контактируют с подвеском и, возможно, осуществляют транспорт веществ из фуникулуса в зародыш.

Обычно указывают на эпидермальное происхождение интегументов семязачатка орхидных. Однако начальные стадии развития интегументов не прослежены. У исследованных нами видов формирование интегументов происходит в соответствии с дермальным типом, согласно вариации *B* (Шамров, 1997, 1999). В этом случае инициали располагаются в 1 слой. Первые периклинальные деления инициалей являются дифференцирующими: наружные клетки становятся инициалями интегумента, а внутренние — латеральными инициалями гипостазы; каждая инициальная клетка интегумента наклонной перегородкой отделяет терминальную инициаль, которая многократно делится (оба интегумента у *Gymnadenia conopsea* и внутренний интегумент у *Listera ovata*). Следует отметить, что в формировании наружного интегумента у *L. ovata* принимают участие как наружные, так и внутренние производные, возникающие при первых периклинальных делениях клеток эпидермы примордия семязачатка.

В литературе наличие гипостазы в семязачатке орхидных отмечено только для некоторых видов. У *Calanthe veitchii*, *Cypripedium insigne*, *Dendrobium nobile* (Поддубная-Арнольди, 1959; Цингер, Поддубная-Арнольди, 1959; Zinger, Poddubnaya-Arnoldi, 1966) гипостаза располагается непосредственно под мегаспороцитом, а затем зародышевым мешком и представлена 1—3 лигнифицированными клетками, в которых в зависимости от вида могут накапливаться крахмал, белки, аскорбиновая кислота. Существуют примеры, когда под зародышевым мешком также отмечают одну густоплазменную, долго сохраняющуюся клетку, которую можно рассматривать как сильно редуцированную гипостазу: *Gastrodia elata* (Kusano, 1915), *Epipogium aphyllum* (Afzelius, 1954), *Hetaeria nitida* (Olsson, 1967).

Исследование, проведенное нами, показало, что у *Gymnadenia conopsea* между гипостазой и мегаспороцитом, а в дальнейшем и зародышевым мешком дифференцируется специализированная структура — постамент (рис. 5, *3*, *4*). У *Listera ovata* гипостаза возникает непосредственно под мегаспороцитом. Она представлена в виде диска из 1 слоя клеток у *L. ovata* и 2 слоев — у *G. conopsea*. Оболочки клеток гипостазы не лигнифицированы, однако в них обнаруживается высокая ШИК-положительная реакция на полисахариды. В клетках гипостазы выявляются высокие уровни содержания белков и декстринов на всем протяжении развития, что свидетельствует, вероятно, о высокой физиологической активности гипостазы и ее функции в обеспечении зародышевого мешка метаболитами.

В халазальной области семязачатка орхидных формируется воздушная полость за счет разрушения клеток халазы, а в последующем и гипостазы после выполнения ими

Рис. 5. Развитие семязачатка у *Gymnadenia conopsea*.

1 — примордий семязачатка на стадии археспориальной клетки; *2* — начало дифференциации структур семязачатка, инициация внутреннего интегумента, постамента и гипостазы; *3* — инициация наружного интегумента и основных структур семязачатка на стадии мегаспороцита: *4* — сформированный зародышевый мешок, начало формирования халазальной полости за счет разрушения клеток халазы и частично гипостазы. Крахмал показан в виде гранул, декстрины — точками. *ви* — внутренний интегумент, *ипс* — инициали постамента, *ни* — наружный интегумент, *пс* — постамент, *ф* — фуникулус, *эп* — эпидерма нуцеллуса. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1 и 2. Масштабная линейка: *1*—*4* — 0.03 мм (*1*—*4* — по: Шамров, Никитичева, 1992).

функции питания (рис. 5, *4*). Образование воздушных полостей в микропилярной (за счет удлинения наружного интегумента над эндостомом) и халазальной областях семени, возможно, обусловлено адаптивной эволюцией к анемохорному способу распространения мелких и легких семян орхидных.

Что касается особенностей мегаспорогенеза и развития зародышевого мешка у *Listera ovata*, то имеющиеся эмбриологические данные немногочисленны и противоречивы. У этого вида был описан сначала моноспорический зародышевый мешок Polygonum-типа из халазальной клетки триады.

Считалось, что 3 антиподы дегенерируют на стадии ядер, процесс тройного слияния отсутствует и эндосперм не образуется (Tuschnjakova, 1929). В дальнейшем (Hagerup, 1947) было показало, что у *L. ovata* зародышевый мешок биспорический и состоит лишь из 4 клеток (яйцеклетка, 2 синергиды и центральная клетка с полярным ядром). В отличие от этих данных результаты нашего исследования согласуются с данными G. Savina (1978). Сформированный зародышевый мешок является 4-клеточным, однако в центральной клетке образуется 3 ядра, 1 из которых можно условно считать антиподальным, а 2 других — полярными ядрами. Все ядра постепенно объединяются, оплодотворение у этого вида двойное (Savina, 1978), хотя эндосперм и представлен одноядерной клеткой.

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (проекты № 96-15-97918, 98-04-49884, 99-04-48002).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Поддубная-Арнольди В. А. Исследование эмбриональных процессов у некоторых орхидей на живом материале // Тр. ГБС АН СССР. 1959. Т. 6. С. 49—89.

Савина Г. И. Оплодотворение у орхидных (*Orchidaceae*) // Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1965. 129 с.

Терехин Э. С., *Никитичева З. И.* Семейство *Orobanchaceae*. Онтогенез и филогенез. Л., 1981. 228 с.

Цингер Н. В., *Поддубная-Арнольди В. А.* Применение гистохимической методики к изучению эмбриональных процессов у орхидных // Тр. ГБС АН СССР. 1959. Т. 6. С. 90—169.

Шамров И. И. Примордий семязачатка // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Отв. ред. Т. Б. Батыгина. СПб., 1994а. Т. 1. С. 132—134.

Шамров И. И. Халаза // Там же. 1994б. Т. 1. С. 163—165.

Шамров И. И. Интегумент цветковых растений: структурные и эволюционные аспекты // Тр. Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 1997. С. 372—373.

Шамров И. И. Семязачаток как основа семенного воспроизведения цветковых растений: классификация структур // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 10. С. 1—35.

Шамров И. И., *Никитичева З. И.* Морфогенез семяпочки и семени у *Gymnadenia conopsea* (*Orchidaceae*): структурное и гистохимическое исследование // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 45—60.

Afzelius K. Zur Embryosackentwicklung der Orchideen // Svensk. Bot. Tidskr. 1916. Bd 10. H. 2. S. 183—227.

Afzelius K. Embryo sac development in *Epipogium aphyllum* // Svensk. Bot. Tidskr. 1954. Bd 48. H. 2. S. 513—520.

Carlson M. C. Formation of the seed of *Cypripedium parviflorum* // Bot. Gaz. 1940. Vol. 102. P. 295—301.

Cocucci A. E., *Jensen W. A.* Orchid embryology: the mature megagametophyte of *Epidendrum scutella* // Kurtziana. 1969. Vol. 5. P. 23—28.

Dressler R. L. The orchids: natural history and classification. Cambridge. 1990. 332 p.

Ekanthappa K. G., *Arekal G. D.* A contribution to the embryology of *Cirrhopetalum fimbriatum* Lindl. // Proc. Ind. Acad. Sci. 1977. Vol. 86. N 4. P. 211—216.

Fredrikson M. Confocal scanning laser microscopy, a new technique used in an embryological study of *Dactylorhiza maculata* (*Orchidaceae*) // Nord. J. Bot. 1988. Vol. 8. N 3. P. 369—374.

Fredrikson M. Embryological study of *Herminium monorchis* (*Orchidaceae*) using confocal scanning laser microscopy // Amer. J. Bot. 1990. Vol. 77. N 1. P. 123—127.

Hagerup O. The spontaneous formation of haploid, polyploid and aneuploid embryos orchids // Det. Kgl. Danske Vidensk. selsk. biol. meddel. 1947. Bd 20. N 9. S. 1—22.

Heusser K. Die Entwicklung der generativen Organe von *Himantoglossum hircinum* // Beih. Bot. Centralbl. 1915. Abt. 1. Bd 32. S. 218—277.

Kumura C. On the embryo sac of *Cypripedium debile* Reichb. f. // Sci. Rep. Tohoku Univ. Ser. 3. 1968. Vol. 34. N 1. P. 67—74.

Kusano S. Experimental studies on the embryonal development in an Angiosperm // J. Coll. Agr. Imp. Univ. Tokyo. 1915. Vol. 6. N 1. P. 23—37.

Olsson O. Embryological studies in the *Orchidaceae*. The genus *Hetaeria* // Svensk. Bot. Tidskr. 1967. Bd 61. H. 1. S. 33—42.

Rao P. R. M., Sood S. K. Embryology of *Habenaria densa* (*Orchidaceae*) // Bot. Notis. 1979. Bd 132. N 2. S. 146—148.

Savina G. I. Certain peculiarities in the embryology of orchids // Proc. Ind. Nat. Sci. Acad. 1978. Vol. 44. N 2. P. 141—145.

Swamy B. G. L. On the life history of *Vanilla planifolia* // Bot. Gaz. 1947. Vol. 108. P. 449—456.

Swamy B. G. L. Embryological studies in the *Orchidaceae*. I. Gametophytes. II. Embryogeny // Amer. Midl. Natur. 1949. Vol. 41. N 1. P. 184—232.

Shamrov I. I. Nucellus typification and ovule classification // Bull. Pol. Acad. Sci. 1997. Vol. 45. N 2—4. P. 65—74.

Shamrov I. I. Ovule classification in flowering plants — new approaches and concepts // Bot. Jahrb. Syst. 1998. Vol. 120. N 3. P. 377—407.

Tuschnjakova M. Embryologische und zytologische Beobachtungen über *Listera ovata* (*Orchidaceae*) // Planta. 1929. Bd 7. H. 1. S. 29—44.

Yeung E. C., Law S. K. Embryology of *Epidendrum ibaguense*. I. Ovule development // Canad. J. Bot. 1989. Vol. 67. N 8. P. 2219—2226.

Zinger N. V., Poddubnaya-Arnoldi V. A. Application of histochemical techniques to the study of embryonomic processes in certain orchids // Phytomorphology. 1966. Vol. 16. N 2. P. 111—124.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 15 III 1999

SUMMARY

The ovule and seed development and dynamic of their components were investigated in *Listera ovata*. The ovary is inferior, syncarpous, placentation is parietal. The ovular primordium consists of epidermis, subepidermis and axial row of cells situated under archesporial cell. The ovule is anatropous, medionucellate, bitegmic, leptochalazal and funicular. The nucleus consists of epidermal layer and one-layered lateral region and persists at early stages of embryogenesis. Both integuments arise due to periclinal divisions of epidermal cells (dermal type, variation C), but only outer derivatives take part in the inner integument formation, inner ones being lateral cells of hypostase. The hypostase is composed of one layer of thin-walled cells. It is differentiated just under megasporocyte. It disintegrates during early stages of embryogenesis. A cavity in the chalazal part of the seed is formed due to hypostaze and chalazal cell destruction. Vascular bundle in the ovule is not differentiated. The archesporium is one-celled. Parietal tissue is absent. Bisporic embryo sac develops from chalazal dyad cell according to *Allium* type. Mature embryo sac consists of four cells: egg cell, synergids and central cell with three nuclei. The antipodals are not formed. The primary nucleus of endosperm is not divided. Embryo development conforms to *Onagrad* type. The embryo in mature seed is globular and is poorly differentiated.

УДК 581.1:581.84

© К. Н. Демченко, Н. П. Демченко, М. Ф. Данилова

ИНИЦИАЦИЯ И РАЗВИТИЕ ПРИМОРДИЕВ БОКОВЫХ КОРНЕЙ У ПРОРОСТКОВ *TRITICUM AESTIVUM* (*POACEAE*) И *CUCURBITA PEPO* (*CUCURBITACEAE*)

K. N. DEMCHENKO, N. P. DEMCHENKO, M. F. DANILOVA. INITIATION AND DEVELOPMENT OF LATERAL ROOT PRIMORDIA IN *TRITICUM AESTIVUM* (*POACEAE*) AND *CUCURBITA PEPO* (*CUCURBITACEAE*) SEEDLING

Выявлены общие закономерности и различия в организации роста, пролиферации и дифференциации клеток корней проростков *Triticum aestivum* и *Cucurbita pepo*. Установлено, что инициация примордиев боковых корней начинается с антиклинальных поперечных (по отношению к продольной оси корня) делений клеток перицикла. В корнях *C. pepo* инициация примордиев осуществляется в меристеме путем сокращения длительности митотического цикла клеток перицикла и эндодермы в секторе инициации. Наибольшее сокращение длительности цикла клеток примордия происходит в зоне растяжения. В корнях *T. aestivum* инициация примордиев осуществляется на значительном удалении от меристемы корня на фоне возобновления деления клеток перицикла, сохранивших способность к делению. В результате поперечных (чаще всего неравных) делений клеток перицикла образуется группа коротких клеток, необходимая для начала их роста в радиальном направлении, а затем и периклинальных делений. Инициальные клетки чехлика, ризодермы и коры перициклического происхождения появляются в корнях *C. pepo* значительно позже, чем в корнях *T. aestivum*. Инициация и развитие примордиев боковых корней у изученных видов сопоставляется с данными по другим видам растений.

Ключевые слова: корень, развитие примордиев, *Triticum aestivum*, *Cucurbita pepo*.

Важной особенностью корней, связанной с поглощением ими различных веществ из почвы, является способность к непрерывному нарастанию в длину и образованию новых меристем, формирующих затем боковые корни (БК). Изучение инициации и развития примордиев боковых корней (ПБК) позволяет глубже понять процесс размножения клеток и формирования нового органа.

У большинства цветковых растений самые ранние стадии развития (ПБК) обнаружены на значительном удалении от кончика корня (Эсау, 1969; McCully, 1975). Однако у некоторых видов, например представителей сем. *Cucurbitaceae* (Janczewski, 1874; Hufford, 1938; Whiting, 1938; Гуляев, 1964; Mallory et al., 1970; Дубровский, 1986а, 1987), у *Ipomoea purpurea* (Seago, 1973) и ряда водных растений (McCully, 1975), ПБК находятся в кончике корня, где клетки не утратили способности делиться. У растений сем. *Cucurbitaceae* (Камилова, 1974; Clowes, 1982; Дубровский, 1986а, 1987), а также *Fagopyrum* (O'Dell, Foard, 1969) ПБК обнаружены также в зародышевых корешках зрелых семян.

Гистологические исследования показали, что развитие ПБК у цветковых растений происходит в перицикле напротив ксилемных или флоэмных групп (в зависимости от типа их расположения в материнском корне) (Эсау, 1969). В корнях одних видов при нормальных условиях выращивания растений появление БК на поверхности корня происходит только в акропетальной последовательности (Воронин, 1964; Charlton, 1996). В корнях других видов (особенно у двудольных) между БК акропетальной серии возникают дополнительные БК.

Анализ многочисленных работ, в которых изучались структурные аспекты развития БК, представлен в ряде обзоров (McCully, 1975; Peterson, Peterson, 1986; Charlton, 1996). Основное внимание исследователей было сосредоточено на выявлении участка

материнского корня, в котором происходит инициация ПБК, состоянии тканей в этом участке, а также вкладе клеток разных тканей в формирование БК.

К наиболее ранним морфологическим признакам, свидетельствующим об инициации ПБК, обычно относили появление первых периклинальных делений клеток перицикла и начало их радиального роста (Esau, 1940; Clowes, 1961; Гуляев, 1964; Bonnett, Torrey, 1965; Foard et al., 1965; Эсау, 1969; Bell, McCully, 1970; Seago, Marsh, 1990). В большинстве работ поиск этих признаков был проведен на поперечных срезах корней. Только в небольшом числе работ, выполненных на продольных срезах корней нескольких видов растений, у которых инициация ПБК происходит на значительном удалении от кончика корня, установлено, что антиклинальные поперечные (по отношению к продольной оси корня) деления клеток перицикла всегда начинаются значительно раньше (ближе к кончику корня), чем периклинальные (Данилова, Сердюк, 1982; Lloret et al., 1989; Casero et al., 1993; Casero et al., 1995; Laskowski et al., 1995; Демченко, Демченко, 1996). Первые поперечные деления клеток перицикла могут быть как симметричными (равными), так и асимметричными (неравными). По данным Casero и соавт. (1995), в корнях *Raphanus sativus*, *Helianthus annuus*, *Zea mays* и *Daucus carota* инициация ПБК происходит только тогда, когда пара соседних клеток перицикла, расположенных в одном ряду, почти одновременно делится асимметрично. Наиболее детально изучена последовательность первых делений клеток перицикла в ходе инициации ПБК только в корнях *Allium cepa* (Casero et al., 1996).

Данные о наиболее ранней стадии инициации ПБК в корнях видов, у которых ПБК появляются в меристеме, в литературе малочисленны и противоречивы. Так, на поперечных срезах корней 6 видов сем. *Cucurbitaceae* было показано, что инициация ПБК начинается с периклинальных делений клеток во внешнем слое перицикла, расположенных напротив лучей ксилемы (Гуляев, 1964). J. Seago (1973), анализируя продольные срезы корней *Ipomoea purpurea*, отметил, что первые деления клеток перицикла и эндодермы в ходе инициации ПБК были антиклинальные. Однако автор не обратил на этот факт особого внимания.

Известно, что в формировании ПБК в корнях разных видов цветковых растений могут принимать участие не только клетки перицикла, но и эндодермы и даже нескольких внутренних слоев коры (Воронин, 1957). Клетки эндодермы и внутренних слоев коры формируют вокруг примордия кармашек. У большинства видов цветковых растений кармашек эндодермального происхождения и однослойный. У некоторых видов он многослойный. В корнях некоторых видов порядков *Papaverales*, *Capparidales* и *Caryophyllales* кармашек отсутствует.

В литературе существуют разные точки зрения на участие клеток кармашка в формировании инициальных клеток тканей БК. В первую очередь это относится к тем видам, у которых кармашек многослойный и сохраняется в течение длительного срока, как, например, у представителей сем. *Cucurbitaceae*. Одни исследователи (Janczewski, 1874; Hufford, 1938; Whiting, 1938) полагали, что инициальные клетки чехлика, ризодермы и коры БК возникают из клеток эндодермы и 2—3 внутренних слоев коры материнского корня, в то время как инициальные клетки тканей центрального цилиндра имеют перициклическое происхождение. Другие исследователи (Tieghem, Douliot, 1886; Гуляев, 1964; Дубровский, 1986б) считали, что инициальные клетки всех тканей БК имеют перициклическое происхождение. Для тех видов, у которых кармашек имеет эндодермальное происхождение, участие его клеток в развитии БК оценивалось исследователями тоже по-разному. В результате изучения корней даже одного и того же вида высказаны противоречивые суждения о происхождении инициальных клеток чехлика БК. Так, в корнях *Zea mays* инициальные клетки чехлика БК, по мнению M. McCully (1975), имеют эндодермальное происхождение, а по мнению H. Guttenberg (1968) и F. Clowes (1978), — перициклическое.

В нашей предыдущей работе (Демченко, Демченко, 1996) было установлено, что в корнях *Triticum aestivum* в ходе инициации ПБК делятся не только клетки

перицикла, эндодермы и коры, но и клетки стелярной паренхимы. В корнях разных видов (*Zea mays* — Bell, McCully, 1970; *Ipomoea purpurea* — Seago, 1973; *Lycopersicon esculentum* — Byrne et al., 1982; *Hordeum vulgare* — Сердюк, 1983; Luxova, 1990) показано, что клетки стелярной паренхимы участвуют в формировании связующих элементов проводящей системы материнского и бокового корней. Однако в корнях *Daucus carota*, по данным E. Esau (1940), эти элементы имеют перициклическое происхождение.

Разные точки зрения исследователей на наиболее ранние признаки инициации ПБК, состав тканей, участвующих в формировании ПБК, а также на происхождение инициальных клеток тканей БК требуют дальнейшего изучения. В литературе мало детальных исследований развития ПБК в корнях тех видов, у которых инициация ПБК происходит в меристеме.

В настоящей работе впервые проведено детальное изучение инициации и развития ПБК первого порядка у проростков *Triticum aestivum* и *Cucurbita pepo*, различающихся локализацией участка материнского корня, в котором происходит инициация ПБК. В корнях *T. aestivum* этот участок расположен выше зоны растяжения напротив флоэмных групп, а в корнях *C. pepo* — в меристеме напротив ксилемных полей. У изученных видов выявлены общие закономерности в инициации и развитии ПБК, а также различия в этих процессах, обусловленные их локализацией в материнском корне.

Материал и методика

Зерновки *Triticum aestivum* var. *lutescens* сорта Безостая-1 проращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге, смоченной 1 : 10 раствора Кноппа, в термостате при температуре 25 ± 1 °С в темноте. Через 6 сут от начала проращивания отбирали для фиксации проростки, у которых длина центрального зародышевого корня была равна 10—12 см.

Проращивание семян *Cucurbita pepo* сорта Грибовский-37 проводили так же, как и *T. aestivum*, но при температуре 30 ± 1 °С. Часть проклюнувшихся семян фиксировали через сутки от начала проращивания. Другую часть семян через 2 сут от начала проращивания переносили в аэрируемый сосуд с 1 : 10 раствора Кноппа на пластину с отверстиями диаметром 3 мм. Дальнейшее проращивание семян проводили в термостате при температуре 30 ± 1 °С в темноте. Через 4 сут от начала проращивания отбирали проростки с ровными корнями длиной 5—6 см. Затем корни фиксировали.

Зародыши *C. pepo* и корни проростков обоих видов фиксировали смесью Навашина в течение 12 ч при комнатной температуре в темноте. В ходе фиксации кончики корней *T. aestivum* разрезали на 3 сегмента длиной 7 мм, а кончики корней *C. pepo* — на 2 сегмента длиной 3 мм. Оставшуюся часть корней обоих видов разрезали на сегменты длиной по 3—4 мм, в которых были видны примордии или боковые корни на разных стадиях развития.

Для более удачной ориентации сегментов корней в парафине их окрашивали по Фёльгену (гидролиз при 22 °С в 5N HCl — 40 мин, в реактиве Шиффа — 12 ч). Клеточные стенки подкрашивали в 1 %-ном растворе алцианового синего 8 GS в 3 %-ной уксусной кислоте в течение 5 ч. Дегидратацию и пропитывание материала парафином проводили по общепринятой методике (Паушева, 1970). Готовили продольные и поперечные срезы толщиной 7 и 8 мкм соответственно. Срезы сегментов корней *T. aestivum* были вновь окрашены по Фёльгену, а срезы зародышей и сегментов корней *C. pepo* окрашивали гематоксилином по Гейденгайну (Паушева, 1970). Клеточные оболочки в корнях обоих видов были подкрашены алциановым синим 8GS в течение 40 мин. Срезы заключали в канадский бальзам (Паушева, 1970).

Длину меристемы и зоны растяжения в корнях проростков изученных видов определяли анализируя динамику изменения средней длины клеток в продольных рядах 3 наружных слоев коры. В 10 корнях *T. aestivum* было проанализировано

48 рядов коры, в 11 корнях *C. pepo* — 85 рядов. Базальную границу меристемы и начало зоны растяжения устанавливали по удалению от инициальных клеток рядов коры участка, в котором происходило резкое увеличение длины клеток (Иванов, 1974). Окончание зоны растяжения определяли по удалению участка, в котором длина клеток больше не увеличивалась. Длину зоны деления клеток в изученных рядах определяли 2 способами: по максимальному удалению делящейся клетки ряда от его инициали среди всех изученных рядов, а также по удалению от инициали участка ряда, в котором наблюдалось заметное увеличение длины клеток (Иванов, 1974). В 25 корнях *C. pepo* длину зоны деления других тканей определяли по расстоянию между инициальной группой клеток и наиболее удаленному митозу. В ходе изучения инициации и развития боковых корней анализировали поперечные и продольные срезы 20 корней проростков каждого вида.

Результаты

Структура кончиков первичных корней проростков *Triticum aestivum* и *Cucurbita pepo*. Корни пшеницы имеют закрытый тип организации инициальных клеток (рис. 1, А), а корни кабачка — открытый тип (рис. 3, А). Чехлик корня пшеницы формируется путем роста и деления собственных инициальных клеток и их производных. Ризодерма и кора имеют общую инициальную клетку. Ткани центрального цилиндра формируются из группы инициальных клеток. В корнях кабачка периферические слои клеток чехлика образуются из общих инициальных клеток с ризодермой и корой. Колумелла чехлика имеет общие инициальные клетки с тканями центрального цилиндра. В корнях кабачка в отличие от корней пшеницы меристема полностью покрыта чехликом. Проводящая система тканей корня пшеницы имеет полиархный тип организации (рис. 1, Г, Д) и состоит из 6—8 флоэмных и ксилемных групп. В корнях кабачка проводящая система тканей организована по тетрархному типу (рис. 3, Г).

Анализ изменения длины клеток 3 наружных слоев коры вдоль продольной оси корней пшеницы и кабачка (рис. 4) показал, что: а) у обоих видов длина клеток, расположенных в участке между инициальной клеткой ряда и клеткой, удаленной от нее на 1.25 мм, одинаковая и изменяется в пределах этого участка аналогичным образом; б) постепенное увеличение длины клеток в участке 0.75—1.25 мм связано с прекращением клеточных делений в участке 0.70—0.75 мм и сохранением такой же, как в зоне деления, относительной скорости роста клеток; в) в участке 1.25—4.00 мм у кабачка и 1.25—4.50 мм у пшеницы происходит быстрое увеличение длины клеток, обусловленное их растяжением; г) в ходе растяжения длина клеток в корнях кабачка и пшеницы увеличивается в 5 и 10 раз соответственно.

В корнях обоих видов клетки протофлоэмы, дифференцирующиеся в ходе развития в ситовидные элементы, прекращают деление раньше (ближе к кончику корня), чем клетки других тканей. В этих клетках раньше, чем в клетках других тканей, начинается и завершается дифференциация. Специализация клеток протоксилемы в корнях пшеницы и кабачка начинается в разных ростовых зонах корня. Так, появление кольчатых утолщений клеточных стенок в протоксилеме корней кабачка происходит уже в меристеме на удалении 0.60—0.65 мм от инициалей (рис. 3, Г), а спиральных утолщений клеточных стенок протоксилемы в корнях пшеницы — в конце зоны растяжения. В корнях пшеницы клетки всех тканей прекращают делиться в начале зоны растяжения на удалении 1.5—2.0 мм от его кончика. У кабачка уже в меристеме видны небольшие ПБК (рис. 3, А). Клетки, участвующие в развитии ПБК, продолжают пролиферацию в зоне растяжения и выше расположенных участках корня.

Инициация и развитие примордиев боковых корней первого порядка у проростков *Triticum aestivum*. Возобновление деления клеток в перицикле происходит на удалении 16—18 мм от кончика корня (рис. 1, Б). Здесь же видны и делящиеся

клетки стелярной паренхимы. На этом удалении трахеальные элементы протоксилемы уже безъядерные, а клетки периферической метаксилемы имеют утолщенные стенки (рис. 1, Г). Делящиеся клетки видны в разных продольных рядах перицикла, расположенных по периметру центрального цилиндра корня. Однако сектор инициации примордия, находящийся между 2 трахеальными элементами протоксилемы, уже отличается от других секторов, в которых ПБК не будут формироваться, тем, что клетки перицикла остаются тонкостенными (рис. 1, Г). В других секторах клеточные стенки перицикла уже утолщены. Отдельные делящиеся клетки перицикла в этих секторах тоже имеют утолщенные стенки. Плоскость первых делений клеток перицикла, средняя длина которых равна 250—300 мкм, проходит только поперечно (антиклинально) продольной оси корня. В одном ряду перицикла деление возобновляется у одной или 2 соседних клеток. Эти деления могут быть как равными (рис. 1, Б), так и неравными (рис. 1, В). Равное деление клеток чаще всего встречается в продольных рядах перицикла, расположенных вблизи трахеальных элементов протоксилемы в секторах, где ПБК не будут формироваться, а также в стелярной паренхиме. В секторе инициации ПБК обычно происходят неравные деления клеток перицикла. Перед делением ядра 2 соседних в ряду клеток приближаются к разделяющей их клеточной перегородке. Первыми в этом секторе, как правило, делятся клетки, расположенные напротив ситовидной трубки в 2 продольных рядах перицикла. Клетки в этих рядах уже в меристеме имеют большее поперечное сечение, чем клетки соседних рядов перицикла. В каждом из таких рядов пара соседних клеток делится асимметрично. В результате делений в каждом ряду образуется пара коротких клеток и 2 по сторонам от них длинные клетки (рис. 1, В). Эти деления не всегда проходят синхронно. После завершения первых делений клеток перицикла в секторе инициации ПБК возобновляется деление клеток эндодермы, расположенных напротив него. Первые деления клеток эндодермы происходят тоже только поперечно продольной оси корня и могут быть как симметричными, так и асимметричными. Число перициклических рядов, клетки которых участвуют в инициации примордия, варьирует от 4 до 6 (рис. 1, Д). Поэтому можно полагать, что в инициации ПБК принимают участие 8—12 клеток материнского корня.

В результате 1—2 поперечных неравных делений каждой клетки перицикла в секторе инициации ПБК их длина существенно уменьшается. Только после этого клетки начинают рост в радиальном направлении в сторону поверхности корня (рис. 1, Д). Первыми начинают рост наиболее короткие клетки перицикла, контактирующие с ситовидными элементами протофлоэмы и расположенные в 2 соседних рядах (рис. 1, Д). Эти клетки раньше, чем сестринские им клетки, делятся периклинально. В результате таких делений базальная клетка, контактирующая с ситовидным элементом протофлоэмы, оказывается большей по размеру, чем сестринская апикальная клетка, и имеет более крупную вакуоль. В следующем митотическом цикле базальная клетка разделится раньше, чем апикальная. В ходе дальнейшего роста и деления клеток перицикла антиклинальными и периклинальными перегородками формируется ПБК, окруженный кармашком эндодермального происхождения.

Кармашек образуется за счет роста и антиклинальных (поперечных и радиальных) делений клеток в 3—4 эндодермальных рядах, расположенных напротив сектора инициации ПБК в перицикле (рис. 1, Г, Д, Е; рис. 2, А). Некоторые клетки коры, расположенные вблизи растущего примордия, возобновляют деление. Деление этих клеток коры происходит поперечно продольной оси материнского корня. Однако они не участвуют в формировании кармашка. Вскоре клетки эндодермального кармашка, находящиеся в его основании, прекращают рост и деление, а затем вакуолизируются (рис. 2, А, Б). Клетки перициклического происхождения, расположенные на флангах примордия, разрастаются и сминают производные клеток эндодермы, нарушая непрерывность кармашка. Клетки кармашка, окружающие верхнюю часть примордия, продолжают рост и деление. Перед выходом ПБК на поверхность корня эти клетки образуют эндодермальный чехлик. К этому времени примордий уже имеет инициальные клетки чехлика, ризодермы и коры перициклического происхождения (рис. 2, Б).

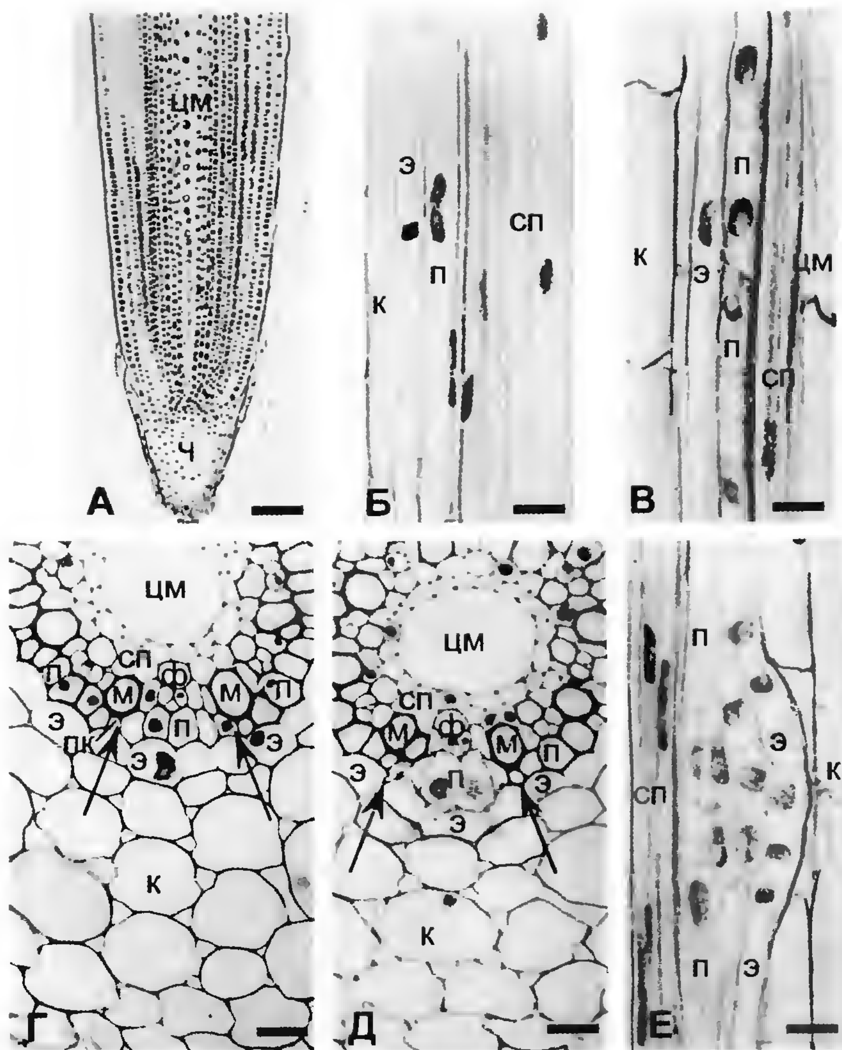


Рис. 1. Инициация и начальные этапы развития примордиев боковых корней в первичном корне *Triticum aestivum.*

А — продольный срез кончика первичного корня, общий вид. Б, В — продольные срезы первичного корня на удалении 18—20 мм от его кончика. Митоз в центре длинной клетки перицикла (Б), завершены антиклинальные неравные деления в 2 соседних клетках перицикла (В). Г, Д — поперечные срезы в секторе инициации примордия на удалении 24 и 26 мм от кончика корня. Стрелками отмечен сектор инициации примордия. Г — клеточные стенки перицикла в секторе закладки примордия более тонкие, чем в остальных секторах. Д — начало радиального роста клеток перицикла в секторе инициации примордия. Е — продольный срез материнского корня на удалении 30 мм от его кончика. В перицикле завершены два первых периклинальных деления клеток, а в эндодерме — неравные деления 2 соседних в ряду клеток. к — кора, м — метаксилема, п — перицикл, пк — протоксилема, сп — стелярная паренхима, ф — флоэмная группа, цм — центральный ряд метаксилемы, ч — чехлик, э — эндодерма. Масштабная линейка: А — 150 мкм; Б, В, Г, Д, Е — 25 мкм.

После первых поперечных делений клетки стелярной паренхимы начинают рост как в радиальном, так и тангентальном направлениях. В результате этого роста клетки делятся периклинальными и антиклинальными радиальными перегородками. Происходит увеличение диаметра основания примордия и расстояния между его основанием и центральным рядом клеток метаксилемы, а также числа клеток стелярной паренхимы материнского корня на уровне развития ПБК (рис. 2, А, Б).

В ходе продвижения наружу ПБК сминает клетки коры материнского корня (рис. 2, А, Б). Растущий ПБК прорывает экзодерму и ризодерму материнского корня

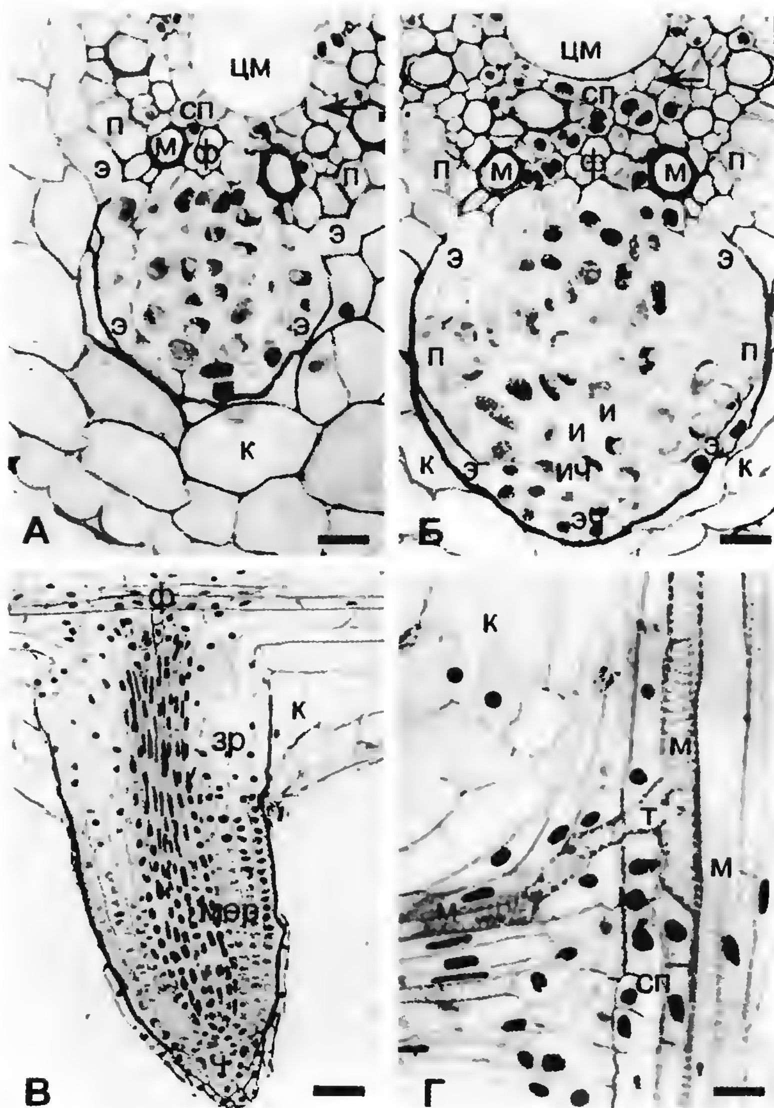


Рис. 2. Развитие примордиев боковых корней в первичном корне проростков *Triticum aestivum*.

А, Б — поперечные срезы первичного корня на удалении 40—60 мм от его кончика. Примордий на ранних стадиях развития в материнском корне. Завершились периклинальные деления в клетках стелярной паренхимы (отмечено стрелками). А — примордий окружен эндодермальным кармашком. Б — непрерывность кармашка нарушена, инициальная группа клеток перициклического происхождения в примордии. В, Г — продольные срезы первичного корня на удалении 80 и 110 мм от его кончика. В — начало формирования зоны растяжения бокового корня. Г — зона контакта проводящих систем материнского и бокового корней. зр — зона растяжения, и — инициальная клетка ризодермы и коры, ич — инициальные клетки чехлика, иц — инициальные клетки центрального цилиндра, эч — эндодермальный чехлик, мер — меристема, т — трахеальные элементы, соединяющие ксилему материнского и бокового корней. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка: А, Б, Г — 25 мкм, В — 50 мкм.

и выходит на его поверхность (рис. 2, В). Обычно это происходит на удалении 70—90 мм от кончика материнского корня. БК все еще окружен кармашком. В апикальной части кармашка клетки еще живые. Чехлик БК становится бóльших размеров, но колумелла еще не видна.

Завершение формирования бокового корня первого порядка у проростков *Triticum aestivum*. После появления примордия на поверхности материнского корня наступает новый этап в развитии БК. Этот этап связан с деятельностью инициальных

клеток разных тканей БК. За счет роста и деления инициалей и их производных формируются продольные ряды клеток. Когда БК достигает длины 0.5—0.6 мм, меристема уже сформирована, а в базальной его части начинается растяжение клеток (рис. 2, В).

В БК длиной 1.0—1.5 мм и диаметром 150—250 мкм уже сформированы ростовые зоны: меристема и зона растяжения. Чехлик интенсивно окрашивается алциановым синим, что свидетельствует о наличии полисахаридов в слизи. Длина меристемы в БК значительно меньше, чем в материнском. Длина зоны деления клеток коры в БК равна 230 ± 16 мкм (17 клеток в одном ряду). Зона растяжения в БК начинается на удалении 300—350 мкм от его кончика. В ходе растяжения клетки, расположенные в основании БК, увеличиваются в длину значительно меньше, чем дистальные клетки (рис. 2, Г). В БК начинается дифференциация его проводящей системы и зоны контакта с проводящей системой материнского корня. В зоне контакта происходит дифференциация клеток стелярной паренхимы (рис. 2, Г). В клетках, контактирующих с флоэмной группой, осуществляется распад ядра по типу пикнотической дегенерации. Эти клетки дифференцируются в ситовидные элементы. Клетки, контактирующие с периферической метаксилемой, дифференцируются в трахеальные элементы. В них формируются вторичные утолщения клеточных стенок. В результате дифференциации клеток стелярной паренхимы число проводящих элементов ксилемы и флоэмы в секторе закладки БК в материнском корне увеличивается. Затем процессы дифференциации ситовидных и трахеальных элементов распространяются в БК. Формируется проводящая система БК с 4—5 флоэмными и ксилемными группами.

Инициация и развитие примордиев боковых корней первого порядка у проростков *Cucurbita pepo*. Особенностью зародышевого корешка кабачка является то, что ПБК формируются уже в эмбриогенезе и в корнях проростков ПБК видны в меристеме (рис. 3, А). Развитие ПБК в корне происходит напротив ксилемного полюса (рис. 3, Г). В соответствии с тетрархной организацией проводящей системы материнского корня БК располагаются 4 вертикальными рядами.

ПБК, находившиеся на самой ранней стадии развития, обнаружены нами на удалении 0.4—0.5 мм от инициальных клеток рядов перицикла (рис. 3, В). Здесь выявлены участки, в которых клетки двухслойного перицикла и эндодермы были более интенсивно окрашены и короче, чем соседние клетки в тех же рядах. В этих участках некоторые клетки наружного слоя перицикла и эндодермы уже выросли в радиальном направлении и разделились периклинально. Эти признаки свидетельствуют о том, что инициация ПБК происходит ближе к кончику корня.

Учитывая, что в меристеме за время, равное длительности одного митотического цикла, каждая клетка ряда удаляется от его инициали на расстояние, вдвое превышающее ее исходное удаление (Иванов, 1974), мы провели поиск более ранних признаков инициации ПБК в дистальных участках анализируемых корней. На удалении 0.20—0.25 мм от инициальных клеток рядов наружного слоя перицикла обнаружена группа из 3—4 пар клеток, длина которых заметно меньше, чем у соседних клеток ряда (рис. 3, Б). Появление такой группы клеток всегда предшествовало ранним стадиям формирования примордия. В инициацию примордия практически одновременно с клетками перицикла вовлекаются и соседние клетки эндодермы (рис. 3, Б, В). Рост клеток перицикла и эндодермы в радиальном направлении происходит после завершения их первых антиклинальных делений (рис. 3, В). Этот рост обусловливает затем появление периклинальных и наклонных делений в перицикле и эндодерме. Вскоре последовательно и быстро осуществляется переход на путь развития примордия клеток 4—5 других слоев коры, расположенных напротив места инициации ПБК (рис. 3, Г, Д). Длина этих клеток становится заметно меньше по сравнению с соседними клетками рядов коры (рис. 3, Д), что свидетельствует о сокращении их митотического цикла. Только клетки 3 наружных слоев коры не участвуют в формировании примордия. Они прекращают делиться на удалении 0.7 мм от инициальных клеток рядов.

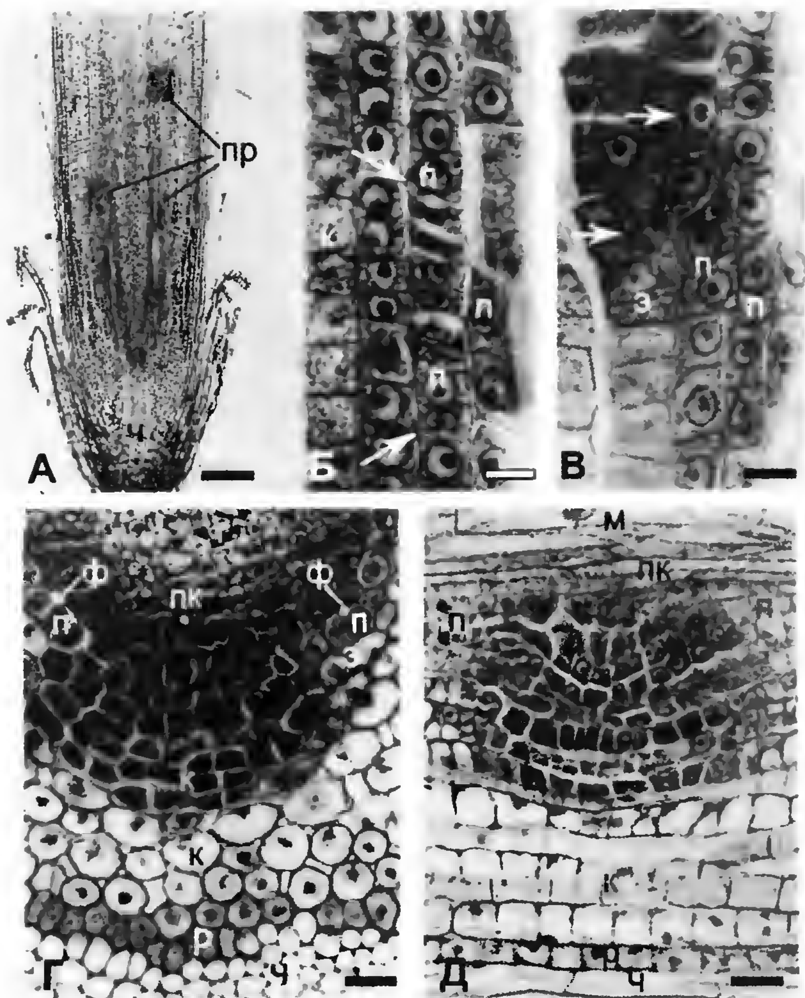


Рис. 3. Инициация и начальные этапы развития боковых корней в главном корне проростков *Cucurbita pepo*.

А — продольный срез кончика главного корня, общий вид. Б — продольный срез корня на удалении 200—250 мкм от инициалей рядов перицикла. Пары коротких клеток наружного слоя перицикла (между стрелками). В — продольный срез материнского корня на удалении 400—450 мкм от инициалей рядов перицикла. Завершены первые периклинальные деления в перицикле и эндодерме (отмечено стрелками). Поперечный (Г) и продольный (Д) срезы материнского корня на удалении 1 мм от инициалей рядов перицикла. пр — примордий бокового корня, р — ризодерма. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка: А — 150 мкм, Б, В, — 10 мкм, Г, Д — 25 мкм.

На протяжении зоны растяжения объем примордия значительно увеличивается (рис. 5, А, Б). Увеличивающийся в объеме ПБК и лежащие наружу от него 3 слоя коры и ризодерма, не участвующие в его формировании, образуют на поверхности материнского корня выпуклость (рис. 5, Б). Диаметр основания ПБК на продольной оси материнского корня в конце зоны растяжения возрастает в 2.5 раза по сравнению с его диаметром в конце меристемы, а длина клеток коры, не участвующих в формировании примордия, увеличивается в 5 раз (рис. 4). Однако заметного изменения среднего размера клеток примордия не наблюдается. Известно (Иванов, 1974), что клетки проходят зону растяжения за время, равное длительности одного митотического цикла. Поэтому, для того чтобы размер клеток примордия в ходе растяжения не изменился, длительность их цикла должна сократиться еще больше, чем она была в меристеме.

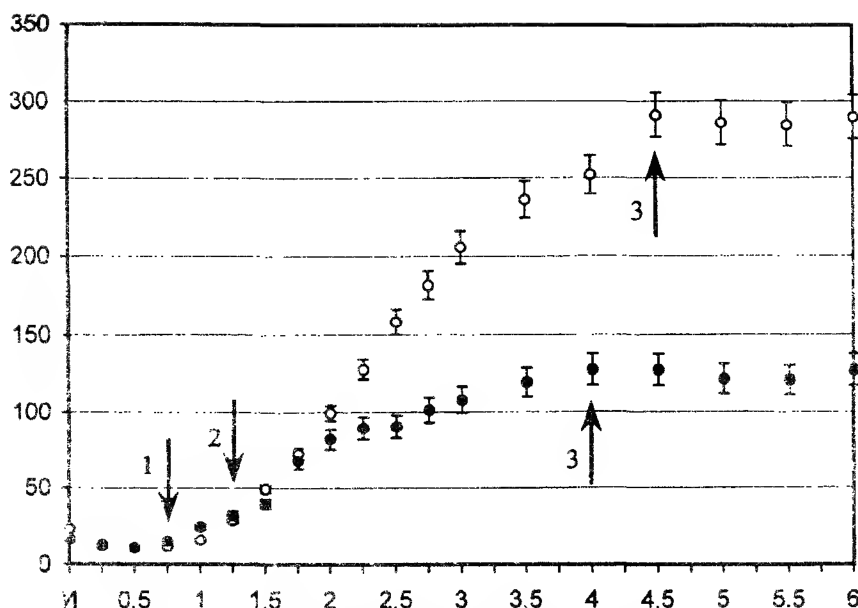


Рис. 4. Изменение длины клеток трех наружных слоев коры вдоль продольной оси кончика первичного корня *Triticum aestivum* (О) и *Cucurbita pepo* (●).

По оси абсцисс — удаление клеток от инициалей (И) рядов (мм); по оси ординат — длина клеток (мкм). Стрелками обозначены: 1 — окончание зоны деления клеток коры, 2 — начало зоны растяжения клеток, 3 — окончание зоны растяжения клеток.

В следующих за зоной растяжения участках ПБК начинает быстро продвигаться через наружные слои коры и ризодерму. На его вершине формируется чехлик, имеющий коровое происхождение (рис. 5, В). В ходе продвижения примордия наружу клетки коры подвергаются лизису и образуются полости (рис. 5, В). В стелярной паренхиме материнского корня происходят антиклинальные поперечные деления клеток (рис. 5, В), необходимые для формирования зоны контакта проводящих систем материнского и бокового корней.

Завершение формирования бокового корня первого порядка у проростков *Cucurbita pepo*. БК появляются на поверхности материнского корня на удалении 12—15 мм от его кончика. В БК длиной 1 мм уже завершилось формирование меристемы и началось растяжение клеток в его основании (рис. 5, Г). В ходе растяжения клетки, расположенные в основании БК, так же как и в БК пшеницы, увеличиваются в длину значительно меньше, чем дистальные клетки. Клетки чехлика, ризодермы и 2—3 слоев коры происходят из клеток коры материнского корня, хотя уже обособились общие инициальные клетки коллумеллы и тканей центрального цилиндра, имеющие перициклическое происхождение. Клетки центрального цилиндра образованы клетками перицикла материнского корня. В зоне контакта материнского и бокового корней, образованной в результате поперечных делений клеток стелярной паренхимы, начинается дифференциация проводящих элементов флоэмы и ксилемы.

В БК длиной 1.0—1.5 мм процесс дифференциации трахеальных элементов протоксилемы начинает распространяться к его кончику. Трахеальные элементы протоксилемы с вторичными утолщениями клеточных стенок уже видны в основании БК. Дифференциация проводящих элементов метафлоэмы и метаксилемы происходит позднее и не выявляется на ранних стадиях развития БК. В ходе развития БК клетки наружных слоев чехлика, имеющие коровое происхождение, слущиваются. Рост и увеличение числа клеток инициальной группы перициклического происхождения приводит к появлению инициальных клеток коры, ризодермы и чехлика перициклического происхождения.

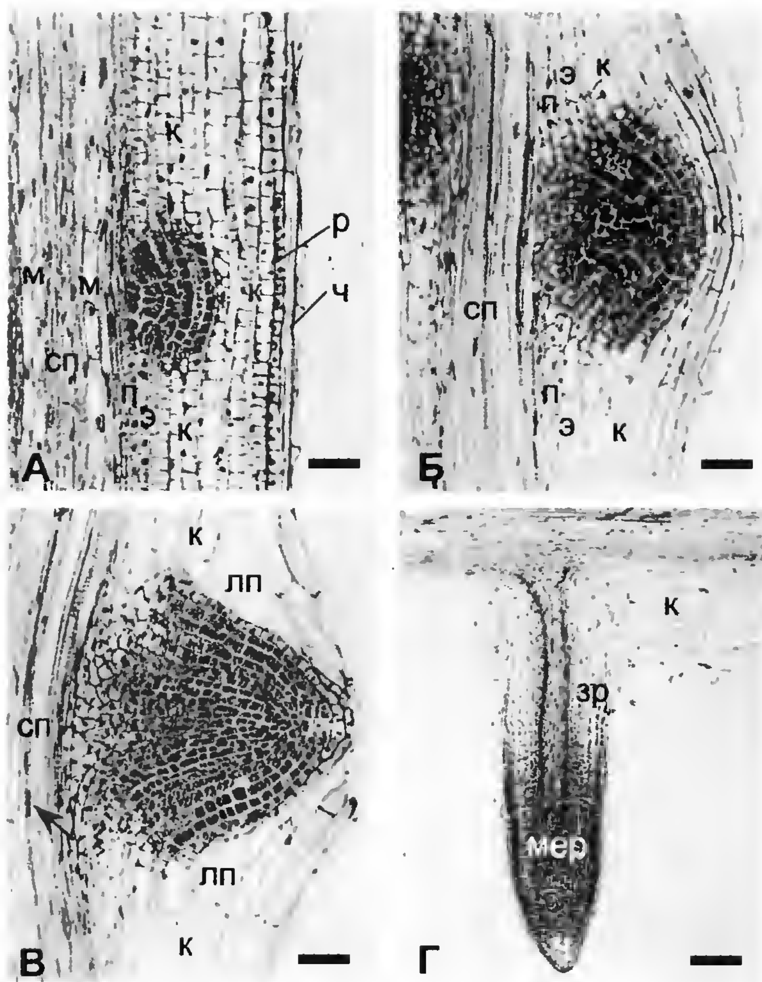


Рис. 5. Развитие примордиев боковых корней в главном корне проростков *Cucurbita pepo*.

Продольные срезы главного корня на различном удалении от его кончика. А — примордий в конце меристемы (1 мм от кончика). Б — примордий за зоной растяжения (4 мм от кончика). В — примордий во время продвижения через слои коры (10 мм от кончика). Антиклинальное деление клетки стелярной паренхимы отмечено стрелкой. Г — начало формирования зоны растяжения в боковом корне и зоны контакта проводящих систем главного и бокового корней (20 мм от кончика). ч — коровый чехлик, лп — литическая полость. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2. Масштабная линейка: А, Б, В — 50 мкм, Г — 150 мкм.

В БК длиной 1—3 мм ПБК второго порядка не обнаружены. Они появляются позднее у 4 суточных проростков, когда длина наиболее развитых БК первого порядка достигает в среднем 3.1 ± 0.4 см. Примордии второго порядка достигают поверхности БК первого порядка в среднем на удалении 2—3 см от его кончика, т. е. значительно дальше от кончика, чем в материнском корне. Вероятно, некоторая задержка в инициации БК второго порядка может быть вызвана более поздней дифференциацией проводящей системы в кончике БК первого порядка, чем это происходит в материнском корне.

Обсуждение результатов

Полученные данные показывают, что в корнях *Triticum aestivum* в отличие от *Cucurbita pepo* деление клеток во всех тканях прекращается в самом начале зоны растяжения. Затем оно возобновляется уже на значительном удалении от кончика

корня в некоторых клетках стелярной паренхимы, перицикла, эндодермы и коры. По мнению некоторых исследователей (Blakely et al., 1982; Casero et al., 1995; Laskowski et al., 1995), в корнях *Arabidopsis thaliana*, *Daucus carota*, *Helianthus annuus*, *Raphanus sativus* и *Zea mays*, у которых инициация ПБК тоже происходит на значительном удалении от меристемы корня, клетки перицикла, участвующие в инициации ПБК, продолжали продвижение по митотическому циклу и после их выхода из меристемы. Однако прекращение деления клеток во всех тканях в кончике корня установлено для многих видов растений (*Allium cepa* — Jensen, Kavaljian, 1958; Балодис, 1968, Lloret et al., 1989; *Vicia faba* — Балодис, 1968; Luxova Murin, 1973; *Zea mays*, *Helianthus annuus*, *Triticum vulgare* — Балодис, 1968; *Pisum sativum* — Rost et al., 1988).

В корнях *T. aestivum* (настоящая работа) деление клеток перицикла происходит не только в секторе инициации ПБК, но и в других секторах. Аналогичное явление было отмечено и в корнях других видов (*Allium cepa* — Lloret et al., 1989; Casero et al., 1993; Casero et al., 1996; *Daucus carota* — Lloret et al., 1989; Casero et al., 1995; *Pisum sativum* — Lloret et al., 1989; *Raphanus sativus*, *Helianthus annuus*, *Zea mays* — Casero et al., 1995), хотя исследователи не уделили ему должного внимания. Мы полагаем, что инициация ПБК осуществляется на фоне возобновления деления всех клеток перицикла, сохранивших способность к делению. Первые делящиеся клетки в перицикле, так же как и в стелярной паренхиме, эндодерме и коре, появляются значительно дальше от кончика корня, чем первые возобновившие синтез ДНК клетки (Демченко, Демченко, 1996). Из этого следует, что только клетки, завершившие митотический цикл в G_1 фазе в конце меристемы, могут возобновить его. А инициация примордия происходит только в том месте, где все клетки перицикла (и эндодермы), расположенные в секторе закладки ПБК, вышли из митотического цикла в конце меристемы в G_1 фазе. Поэтому можно полагать, что место инициации ПБК детерминировано уже при выходе клеток из меристемы. По данным настоящей работы, в корнях *T. aestivum* сектор, в котором будет осуществляться инициация примордия, может быть выявлен раньше (ближе к кончику корня), чем появляются первые делящиеся клетки, по более тонким, чем в остальных секторах, стенкам перициклических клеток.

Плоскость первых делений клеток перицикла в ходе инициации ПБК в корнях изученных в настоящей работе видов проходит поперечно продольной оси корня. Инициация ПБК в корнях *T. aestivum* (настоящая работа), так же как и в корнях других видов (*Raphanus sativus*, *Helianthus annuus*, *Zea mays*, *Daucus carota* — Casero et al., 1995; *Allium cepa* — Casero et al., 1996), у которых она осуществляется на значительном удалении от меристемы материнского корня, происходит в результате асимметричных (неравных) делений клеток перицикла. Неравному делению предшествует движение ядер в двух соседних в продольном ряду клеток перицикла, расположенных напротив одного из ксилемных или флоэмных (в зависимости от вида) полюсов, навстречу друг другу (Casero et al., 1995, 1996; настоящая работа). После их сближения клетки почти синхронно делятся на 2 неравные части. В результате таких делений образуется пара очень коротких клеток и 2, по сторонам от них, длинные клетки. В корнях *Raphanus sativus*, *Helianthus annuus*, *Daucus carota*, *Allium cepa* (Casero et al., 1995, 1996) и *Triticum aestivum* (настоящая работа) длинные клетки делятся снова антиклинально и асимметрично, а в корнях *Zea mays* (Casero et al., 1995) в этих клетках происходят наклонные деления. Однако, по нашему мнению, нельзя исключить возможность участия в инициации ПБК и первых равных делений клеток перицикла. Такие деления клеток перицикла были обнаружены в корнях *Allium cepa* (Casero et al., 1996) и *T. aestivum* (настоящая работа) напротив соответственно ксилемных и флоэмных полюсов, где происходит формирование ПБК. Кроме того, деление сестринских клеток, образовавшихся в результате первого равного деления, чаще всего оказывается неравным. Это происходит потому, что ядра сестринских клеток не удаляются далеко от разделяющей их клеточной стенки.

В корнях *Allium cepa* показано, что пролиферативная активность распространялась затем к другим клеткам перицикла, расположенным как в том же ряду, так и в соседних (Casero et al., 1996). По мере удаления от места инициации первых

асимметричных делений эта активность прогрессивно уменьшалась. В формировании примордия принимали участие только наиболее центральные короткие клетки перицикла из этой группы. Однако в корнях *T. aestivum* (настоящая работа) не обнаружено распространения пролиферативной активности на соседние клетки перициклического ряда. Поскольку максимальный диаметр БК не превышает средней длины клетки перицикла в зоне инициации ПБК, деления 2 соседних в ряду клеток оказываются достаточными для образования группы коротких клеток и формирования из них ПБК.

Формирование ПБК начинается с радиального роста и затем периклинальных делений наиболее коротких центральных в группе клеток перицикла, расположенных в 2 рядах перицикла напротив ксилемных (*Raphanus sativus*, *Helianthus annuus* — Casero et al., 1995; *Allium cepa* — Casero et al., 1996) или флоэмных полюсов (*Zea mays*, *Daucus carota* — Casero et al., 1995; *T. aestivum* — настоящая работа).

W. Charlton (1996) полагает, что образование группы коротких клеток в перицикле может быть необходимым условием формирования ПБК только у тех видов, у которых оно происходит выше зоны растяжения (когда клетки уже завершили растяжение). Однако, по нашим данным, в корнях *C. pepo* формирование ПБК начинается с роста в радиальном направлении и периклинальных делений группы коротких клеток перицикла (и эндодермы). Такая группа клеток могла возникнуть только в результате сокращения длительности митотического цикла у клеток перицикла (и эндодермы) в секторе инициации ПБК (напротив ксилемного полюса) и антиклинальных их делений. Механизмы, осуществляющие изменение длительности цикла у группы клеток в пролиферирующей популяции, пока не известны. Несомненно, что такие изменения происходят под воздействием каких-то индукторов, поступающих, вероятнее всего, из ксилемы. По мнению P. Barlow и D. Adam (1988), какие-то индукторы поступают из проводящих тканей и определяют положение БК относительно ксилемных или флоэмных полюсов. И. Г. Дубровский (1986а) полагает, что в корнях *Cucumis sativum* поступающие из центрального цилиндра морфогены стимулируют и переход клеток внутренних слоев коры на путь развития ПБК.

Литературные данные и полученные нами результаты свидетельствуют о том, что плоскость первых делений клеток перицикла (и других тканей), участвующих в инициации ПБК, всегда проходит поперечно продольной оси материнского корня и не зависит от места инициации примордия на материнском корне и вида растения. Однако в корнях тех видов, у которых инициация ПБК происходит в меристеме, длительность митотического цикла клеток в секторе инициации ПБК по сравнению с другими секторами сокращается. В корнях других видов, у которых это осуществляется на значительном удалении от меристемы, инициация ПБК происходит на фоне возобновления деления всех клеток перицикла, сохранивших способность к делению после их выхода из митотического цикла в конце меристемы. В результате поперечных (в корнях последних видов чаще всего неравных) делений материнских клеток перицикла образуется группа коротких клеток, необходимая для начала их роста в радиальном направлении, а затем и периклинальных делений.

В корнях *Triticum aestivum* в формировании ПБК участвуют только клетки перицикла и эндодермы. Клетки этих тканей формируют ПБК в корнях тех многих видов цветковых растений, у которых инициация ПБК происходит на значительном удалении от кончика корня (Janczewski, 1874; Tieghem, Douliot, 1889; Guttenberg, 1968; McCully, 1975). Формирование ПБК с участием не только клеток перицикла и эндодермы, но и нескольких слоев коры характерно для многих видов сем. *Cucurbitaceae* (Janczewski, 1874; Tieghem, Douliot, 1886, 1889; Hufford, 1938; Whiting, 1938; Mallory et al., 1970; Дубровский, 1986б; настоящая работа). Участие клеток внутренних слоев коры обусловлено, по нашему мнению, тем, что инициация ПБК происходит в меристеме материнского корня, где все клетки этих слоев коры еще делятся. Вероятно, чем ближе к кончику корня происходит инициация ПБК, тем клетки большего числа слоев коры вовлекаются в инициацию.

Важная особенность формировании ПБК была выявлена в ходе изучения времени удвоения числа его клеток в корнях разных видов. Это время в примордиях корней

первого порядка *Zea mays* было равно 4.5—6.5 ч., *Vicia faba* — 8.2 ч, *Phaseolus vulgaris* — 6.9 ч, *Pisum sativum* — 2.9—5.3 ч (MacLeod, Thompson, 1979; Thompson, MacLeod, 1981, 1983), *Cucumis sativum* — 5.1 ч (Дубровский, 1986б) и *Raphanus sativus* — 5.0—6.0 ч (Laskowski et al., 1995). Оно оказалось существенно меньше, чем время удвоения числа клеток (или длительность митотического цикла) в меристеме материнских корней (Гриф, Иванов, 1975, 1980, 1995). Однако А. Сейтходжаев (1971) показал, что в меристеме корней *Fagopyrum esculentum* длительность митотического цикла клеток ПБК и соседних с ним клеток была одинаковой и составляла 6 ч. По нашим данным, в корнях *C. pepo* длительность митотического цикла клеток перицикла и эндодермы в ходе инициации ПБК в меристеме сокращается, а в зоне растяжения длительность цикла клеток примордия сокращается еще больше.

По мнению В. Б. Иванова и В. Н. Максимова (1999), процесс растяжения начинается с резкого увеличения относительной скорости роста клеток на границе меристемы и зоны растяжения. Однако мы полагаем, что резкое увеличение относительной скорости роста при переходе к растяжению может осуществляться только в корнях тех видов (*Zea mays* — Иванов, Максимов, 1999; *T. aestivum* — настоящая работа), у которых инициация ПБК происходит выше зоны растяжения. В корнях других видов (*Cucurbita pepo*), у которых ПБК появляются уже в меристеме, резкого увеличения относительной скорости роста при переходе к растяжению не происходит (рис. 4). У *C. pepo* относительная скорость роста в зоне растяжения значительно меньше, чем у *T. aestivum*. Поэтому при равной длине клеток в конце меристемы и почти равной длине зоны растяжения в корнях обоих видов длина закончивших рост клеток коры у *C. pepo* в 2.3 раза меньше, чем у *T. aestivum* (рис. 4). Возможно, в корнях *C. pepo* отсутствие резкого увеличения относительной скорости роста при переходе к растяжению и более низкая относительная скорость роста на протяжении зоны растяжения, чем в корнях *T. aestivum*, обеспечивают согласованный рост материнского корня и развивающихся ПБК. На протяжении зоны растяжения не происходит продвижения ПБК через наружные слои коры, которое могло бы нарушить ее целостность.

По нашим данным, в корнях *T. aestivum* развитие эндодермального кармашка происходит аналогичным образом с описанным ранее для корней *Daucus carota* (Esau, 1940), *Zea mays* (Clowes, 1978) и *Hordeum vulgare* (Danilova et al., 1992). Ещё до выхода ПБК на поверхность материнского корня между соседними клетками кармашка, расположенными на флангах примордия, происходит дезинтеграция срединной пластинки (Danilova et al., 1992). Клетки перициклического происхождения сминают клетки кармашка на флангах примордия, нарушая непрерывность кармашка. Клетки кармашка, расположенные на вершине примордия, формируют структуру, подобную чехлику. Однако эта структура оказывается временной. В корнях *T. aestivum* уже при выходе ПБК на поверхность материнского корня появляются инициальные клетки чехлика, имеющие перициклическое происхождение. В ходе дальнейшего развития БК эти клетки и формируют его чехлик. Следовательно, в корнях *T. aestivum*, так же как и в корнях *Zea mays* (Guttenberg, 1968; Clowes, 1978), инициальные клетки всех тканей БК имеют перициклическое происхождение.

Полученные нами результаты по изучению развития многослойного кармашка в корнях *C. pepo* подтверждают литературные данные о том, что все инициальные клетки тканей БК имеют перициклическое происхождение (Tieghem, Douliot, 1886; Гуляев, 1964; Дубровский, 1986б). Однако на ранних стадиях развития БК клетки чехлика, ризодермы и коры имеют коровое происхождение. В ходе дальнейшего его развития происходит слущивание наружных слоев БК корового происхождения, а также рост и увеличение числа клеток инициальной группы перициклического происхождения. Последнее приводит к появлению инициальных клеток коры, ризодермы и чехлика перициклического происхождения. Вероятно, точка зрения исследователей (Janczewski, 1874; Hufford, 1938; Whiting, 1938) о коровом происхождении инициальных клеток чехлика, ризодермы и коры БК у представителей сем. *Cucurbitaceae* обусловлена тем, что они изучали более ранние стадии его развития. Следует

согласиться с мнением В. Л. Гуляева (1964) о том, что тыквенные не представляют исключения из общего правила. Формирование инициальных клеток всех тканей БК является привилегией перицикла.

В корнях разных видов растений (*Zea mays* — Rywosch, 1909; Bell, McCully, 1970; *Lupinus alba* — Fourcroy, 1942; *Lycopersicon esculentum* — Byrne et al., 1982; *Hordeum vulgare* — Сердюк, 1983; Luxova, 1990; *Triticum aestivum* и *Cucurbita pepo* — настоящая работа) установлено, что клетки, соединяющие проводящие системы материнского и бокового корней, являются производными стелярной паренхимы. В корнях *Ipomoea purpurea* (Seago, 1973) эти клетки образуются в результате антиклинальных и периклинальных делений не только клеток стелярной паренхимы, но и протоксилемы, пролиферирующих еще в меристеме напротив молодого примордия. В корнях *T. aestivum* (настоящая работа) показано, что клетки стелярной паренхимы делятся вначале антиклинально, а затем в связи с ростом коротких клеток в тангенциальном и радиальном направлениях — периклинально. Периклинальные деления клеток стелярной паренхимы обнаружены и в корнях других видов (*Lycopersicon esculentum* — Byrne et al., 1982; *Hordeum vulgare* — Сердюк, 1983; Luxova, 1990). Однако рост клеток стелярной паренхимы в этих корнях не был отмечен исследователями.

В корнях *T. aestivum* и *C. pepo* дифференциация связующих элементов флоэмы и ксилемы начинается от зрелых проводящих элементов материнского корня. Такая последовательность дифференциации дает начало акропетальному развитию проводящих элементов в БК. Акропетальная последовательность дифференциации проводящих элементов в БК была показана ранее только в корнях однодольных растений (Rywosch, 1909; Сердюк, 1983). Дифференциация элементов флоэмы начинается перед выходом примордия на поверхность материнского корня (Byrne et al., 1982), а ксилемы — позднее, уже после его выхода (Luxova, 1990).

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 96-04-48719).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балодис В. А. Некоторые аспекты распределения митозов в кончике корня // Цитология. 1968. Т. 10. № 11. С. 1374—1383.

Воронин Н. С. Об эволюции корней у растений. 2. Эволюция корнерождения // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1957. Т. 62. № 3. С. 35—49.

Воронин Н. С. Эволюция первичных структур в корнях растений // Уч. зап. Калуж. гос. пед. ин-т. Калуга, 1964. Вып. 13. С. 3—180.

Гриф В. Г., Иванов В. Б. Временные параметры митотического цикла у цветковых растений // Цитология. 1975. Т. 17. № 6. С. 694—717.

Гриф В. Г., Иванов В. Б. Данные о временных параметрах митотического цикла у цветковых растений // Цитология. 1980. Т. 22. № 2. С. 107—120.

Гриф В. Г., Иванов В. Б. Параметры митотического цикла у цветковых растений // Цитология. 1995. Т. 37. № 8. С. 723—743.

Гуляев В. А. Заложение и формирование боковых корешков у некоторых растений семейства тыквенных // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 10. С. 1482—1485.

Данилова М. Ф., Сердюк Е. М. Закладка боковых корней у *Hordeum vulgare* (*Poaceae*) (данные электронной микроскопии) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 2. С. 140—145.

Демченко К. Н., Демченко Н. П. Инициация бокового корня у проростков *Triticum aestivum* (*Poaceae*) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 5. С. 47—51.

Дубровский И. Г. Происхождение тканей зародышевого бокового корня огурца, межтканевые взаимодействия и позиционный контроль в его развитии // Онтогенез. 1986а. Т. 17. № 2. С. 176—189.

Дубровский И. Г. Динамика размножения клеток и клеточные комплексы (клеточные пакеты) в зародышевом зачатке бокового корня огурца // Онтогенез. 1986б. Т. 17. № 5. С. 525—533.

Дубровский И. Г. Латентная зародышевая корневая система огурца // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 2. С. 171—176.

Иванов В. Б. Клеточные основы роста растений. М., 1974. 223 с.

Иванов В. Б., Максимов В. Н. Изменение относительной скорости роста клеток корня на протяжении меристемы и начала зоны растяжения // Физиология растений. 1999. Т. 46. № 1. С. 87—97.

Камилова Ф. Г. О путях эволюции морфологических и анатомических признаков в семействе тыквенных. Ташкент, 1974. 220 с.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1970. 255 с.

Сейтходжаев А. И. Исследование митотических циклов в первичных корешках у диплоидной и тетраплоидной гречих // Цитология. 1971. Т. 13. № 1. С. 62—68.

Сердюк Е. М. Дифференциация клеток стелярной паренхимы при закладке боковых корней у *Hordeum vulgare* (*Poaceae*) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 2. С. 218—223.

Эсау К. Анатомия растений. М., 1969. 564 с.

Barlow P. W., Adam J. S. The position and growth of lateral roots on cultured root axes of tomato, *Lycopersicon esculentum* (*Solanaceae*) // Plant Syst. Evol. 1988. Vol. 158. N 2-4. P. 141—154.

Bell J. K., McCully M. E. A histological study of lateral root initiation in *Zea mays* // Protoplasma. 1970. Vol. 70. N 2. P. 179—205.

Blakely L. M. et al. Experimental studies on lateral root formation in radish seedling roots. 1. General methods, developmental stages, and spontaneous formation of laterals // Bot. Gaz. 1982. Vol. 143. N 3. P. 341—352.

Bonnett H. T. J., Torrey J. G. Chemical control of organ formation in root segments of *Convolvulus arvensis* cultured in vitro // Plant Physiol. 1965. Vol. 40. N 6. P. 1228—1236.

Byrne J. M., Pesacreta T. C., Fox J. A. Development and structure of the vascular connection between the primary and lateral root of *Lycopersicon esculentum* // Amer. J. Bot. 1982. Vol. 69. N 2. P. 287—297.

Casero P. J. et al. Lateral root initiation by asymmetrical transverse divisions of pericycle cells in adventitious roots of *Allium cepa* // Protoplasma. 1993. Vol. 176. N 3-4. P. 138—144.

Casero P. J., Casimiro I., Lloret P. G. Lateral root initiation by asymmetrical transverse divisions of pericycle cells in four plant species — *Raphanus sativus*, *Helianthus annuus*, *Zea mays*, and *Daucus carota* // Protoplasma. 1995. Vol. 188. N 1-2. P. 49—58.

Casero P. J., Casimiro I., Lloret P. G. Pericycle proliferation pattern during the lateral root initiation in adventitious roots of *Allium cepa* // Protoplasma. 1996. Vol. 191. N 3-4. P. 136—147.

Charlton W. A. Lateral root initiation // Plant roots: the hidden half / Ed. by Y. Waisel, A. Eshel and U. Kafkafi. New York; Basel, Hong Kong, 1996. P. 149—173.

Clowes F. A. L. Origin of root apices // Apical meristems / Ed. by W. O. James. Oxford, 1961. P. 161—167.

Clowes F. A. L. Chimeras and the origin of lateral root primordia in *Zea mays* L. // Ann. Bot. 1978. Vol. 42. N 180. P. 801—807.

Clowes F. A. L. Changes in cell population kinetics in an open meristem during root growth // New Phytol. 1982. Vol. 91. N 4. P. 741—748.

Danilova M. F., Serdjuk H. M., Kharitonova T. M. The lateral root initiation and transport of nutrients // Root ecology and its practical application: Proc. 3th ISRR symp. Vienna, 1992. P. 29—32.

Esau K. Developmental anatomy of the fleshy storage organ of *Daucus carota* // Hilgardia. 1940. Vol. 13. N 5. P. 175—226.

Foard D. E., Haber A. H., Fishman T. N. Initiation of lateral primordia without completion of mitosis and without cytokinesis in uniseriate pericycle // Amer. J. Bot. 1965. Vol. 52. N 6. P. 580—590.

Fourcroy M. Perturbations anatomiques inte'ressant le faisceau vasculare de la racine au voisinage des radicelles // Ann. Sci. Nat. Bot. (Paris). 1942. Ser. 11. T. 3. P. 177—198.

Guttenberg H. von. Die Seitenwurzeln // Der primäre Bau der Angiospermenwurzel. Handbuch der Pflanzenanatomie. Stuttgart, 1968. Bd 8. T. 5. S. 42—53.

Hufford G. N. Development and structure of the watermelone seedling // Bot. Gaz. 1938. Vol. 100. N 1. P. 100—122.

Janczewski E. Recherches sur le développement des radicelles dans les Phanerogames // Ann. Sci. Nat. Bot. (Paris). 1874. Ser. 5. T. 20. P. 208—233.

Jensen W. A., Kavaljian L. G. An analysis of cell morphology and the periodicity of division in the root tip of *Allium cepa* // Amer. J. Bot. 1958. Vol. 45. N 5. P. 365—372.

Laskowski M. J. et al. Formation of lateral root meristems is a two-stage process // Development. 1995. Vol. 121. N 10. P. 3303—3310.

Lloret P. G. et al. The behaviour of two cell populations in the pericycle of *Allium cepa*, *Pisum sativum*, and *Daucus carota* during early lateral root development // Ann. Bot. 1989. Vol. 63. N 4. P. 465—475.

Luxova M. Effect of lateral root formation on the vascular pattern of barley roots // Bot. Acta. 1990. Vol. 103. N 3. P. 305—310.

Luxova M., Murin A. The extend and differences in mitotic activity of the root tip of *Vicia faba* L. // Biol. Plant. 1973. Vol. 15. N 1. P. 37—43.

Mac Leod R. D., Thompson A. Development of lateral root primordia in *Vicia faba, Pisum sativum, Zea mays* and *Phaseolus vulgaris*: rates of primordium formation and cell doubling times // Ann. Bot. 1979. Vol. 44. N 4. P. 435—449.

Mallory T. E. et al. Sequence and pattern of root formation in five selected species // Amer. J. Bot. 1970. Vol. 57. N 7. P. 800—809.

McCully M. E. The development of lateral roots // The development and function of roots, Third Cabot Symposium. London; New York; San Francisco, 1975. P. 105—124.

O'Dell D. H., Foard D. E. Presence of lateral root primordia in the radicle buckwheat embryos // Bull. Torrey Bot. Club. 1969. Vol. 96. N 1. P. 1—3.

Peterson R. L., Peterson C. A. Ontogeny and anatomy of lateral roots // New root formation in plants and cuttings / Ed. by Jackson M. B. Dordrecht, 1986. P. 1—30.

Rost T. L., Jones T. J., Falk F. H. Distribution and relationship of cell division and maturation events in *Pisum sativum* (*Fabaceae*) seedlings root // Amer. J. Bot. 1988. Vol. 75. N 10. P. 1571—1583.

Rywosch S. Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Seitenwurzeln der Monocotylen // Z. Bot. 1909. Bd 1. H. 4. S. 253—283.

Seago J. L. Developmental anatomy in roots of *Ipomoea purpurea*. 2. Initiation and development of secondary roots // Amer. J. Bot. 1973. Vol. 60. N 7. P. 607—618.

Seago J. L., Marsh L. C. Origin and development of lateral root in *Typha glauca* // Amer. J. Bot. 1990. Vol. 77. N 6. P. 713—721.

Thompson A., Mac Leod R. D. Lateral root anlage development in excised roots of *Vicia faba* L., *Pisum sativum* L., *Zea mays* L. and *Phaseolus vulgaris* L. // Ann. Bot. 1981. Vol. 47. N 5. P. 583—594.

Thompson A., Mac Leod R. D. Change in size and cell number during the development of lateral root primordia in *Zea mays* L. // Ann. Bot. 1983. Vol. 52. N 5. P. 77—78.

Tieghem P. van, *Douliot H.* Origin des radicelles et des racines laterales chez Legumineusées et les Cucurbitacées // Bull. Soc. Bot. France. 1886. T. 33. N 1. P. 494—501.

Tieghem P. van, *Douliot H.* Recherches comparatives sur l'origine des members endogénes dans les plantes vasculaires // Ann. Sci. Nat. Bot. (Paris). 1889. Ser. 7. T. 8. P. 1—660.

Whiting A. Development and anatomy of structures in the seedlings of *Cucurbita maxima* // Bot. Gaz. 1938. Vol. 99. N 3. P. 497—528.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 28 IX 1999

SUMMARY

The roots of *Triticum aestivum* and *Cucurbita pepo* seedlings differ in localisation of the site in mother root where lateral root primordia are initiated. In roots of both species general patterns and differences in growth organisation, proliferation and cell differentiation were revealed. It is found that primordium initiation in investigated species starts with the anticlinal transversal (in relation to longitudinal axis of the root) divisions of pericycle cells. In the roots of *C. pepo* primordium initiation takes place within the meristem by the decrease of mitotic cell cycle duration in pericycle and endodermis cells in the initiation sector. The most pronounced decrease of cell cycle takes place in the elongation zone. In the roots of *T. aestivum* primordia initiation takes place at a significant distance from the root meristem on the background of resumption division in pericycle cells which did not loose the ability to divide. As a result of transversal (most often unequal) divisions of pericycle cells, a group of short cells, necessary for the beginning of their growth in radial direction and for subsequent periclinal divisions is formed. Initial cells of the root cap, rhyzodermis and cortex of pericyclic origin appear during *C. pepo* development much later than that in roots of *T. aestivum*. Initiation and development of lateral root primordia in investigated species are compared with available information on other plant species.

УДК 633.2/.3.033(255) : 581.5

© К. А. Куркин

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВ КАК ОСНОВА ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ СИНЭКОЛОГИЧЕСКИХ ОПТИМУМОВ ВИДОВ

K. A. KURKIN. ATTEMPT OF THE ECOLOGICAL PLANT CLASSIFICATION OF FLOOD MEADOWS. BIOLOGICAL CLASSIFICATION AS A BASIS FOR THE STUDY OF SYNECOLOGICAL SPECIES OPTIMUMS

Апробирован интегральный метод выявления синэкологических оптимумов на основе экологической классификации растительности. С этой целью использованы материалы диагностических таблиц нашей классификации растительности лугов Окской поймы. Для каждого из 25 экологических типов фитоценозов вычислены моды экологических показателей и верхние тертили проективного обилия видов (при отсутствии выпаса). Из 58 доминантов и субдоминантов 35 имеют один оптимум, 11 — два оптимума, 7 — три оптимума и 1 — четыре оптимума. Дана экотопическая и фитоценотическая интерпретация полученных данных.

Ключевые слова: растительность, экологическая классификация, синэкологические оптимумы видов, пойменные луга.

В геоботанике принято различать 2 типа оптимумов видов: при отсутствии межвидовой конкуренции (в одновидовых ценозах) и при ее наличии (в многовидовых ценозах). А. П. Шенников (1942) первый тип оптимума назвал экологическим, а второй — фитоценотическим, H. Ellenberg (1953) — соответственно физиологическим и экологическим, а Т. А. Работнов (1959) — аутэкологическим и синэкологическим. Последняя пара терминов признается наиболее удачной (Ипатов, Кирикова, 1997). Л. Б. Заугольнова (1985) предлагает наряду с этими типами оптимумов, относящимися к видам (ценопопуляциям), выделить аналогичные типы оптимумов, относящиеся к организменному уровню.[1] Кроме того, она выделяет в качестве особого типа «идеальный оптимум организма». Однако ближайшее рассмотрение показывает, что такого оптимума в природе нет.

Сущность понятия «экологический оптимум» заключается в том, что по мере нарастания показателей экологических факторов показатели мощности растений и популяций сначала нарастают, достигая максимума, а затем начинают снижаться. Точка перегиба, в которой восходящая часть кривой сменяется нисходящей, и есть оптимум.

При «идеальном оптимуме организма» значения всех экологических факторов должны быть оптимальными. Однако если в эксперименте поддерживать благоприятные условия аэрации и минерального питания, то оптимум увлажнения исчезает, о чем свидетельствуют водные культуры и гидропоника. Это подтверждают и опыты М. М. Гордеевой (1981), в которых при внесении CaNPK и подсеве трав на сплавине верхового болота нормально росли и развивались не только гидрофиты, но также мезофиты и даже ксеромезофиты. Оптимум увлажнения «возникает» при переходе от идеальных условий к реальным условиям произрастания в почве, при которых с увеличением увлажнения ухудшается аэрация. Поэтому перегиб кривой в точке

[1] Это ранее уже предлагалось Т. А. Работновым (1959).

оптимума определяется не «избытком» влаги, а дефицитом кислорода (Лопатин, 1971, 1993).

К pH в диапазоне 4.0—8.0 «в идеале» (при отсутствии побочных эффектов) луговые травы относительно индифферентны (Работнов, 1985). Однако в реальных условиях кислая реакция почвы подавляет процессы нитрификации и азотфиксации, а щелочная реакция является следствием засоления. В связи с этим в реальных условиях pH оказывается индикатором богатства и засоления почв. При этом ацидофилы являются в основном олиготрофами, а базифилы — галофитами. На аутэкологическую дифференциацию трав по отношению к pH накладывается синэкологическая: конкурентномощные синузии нейтрофилов в пределах циркумнейтральных почв подавляют конкурентно менее мощные. В связи с этим у последних возникают «вторичные» (синэкологические) оптимумы в области кислых и щелочных почв.

В отношении интенсивности света, которая лимитируется фитоценозом, у луговых трав оптимум отсутствует. Хотя они достигают максимальной продуктивности фотосинтеза уже при неполном свете, дальнейшее увеличение интенсивности освещения вплоть до полного солнечного света не снижает продуктивности фотосинтеза (Лархер, 1978).

Подобно этому по мере повышения доз азота луговые травы при свободном росте (полное отсутствие конкуренции) увеличивают свою мощность до определенного уровня («уровень насыщения»). Дальнейшее повышение доз азота хотя и не повышает мощности особи, но и не снижает ее. В одновидовых посевах при внесении высоких доз азота продуктивность может снижаться, но лишь вследствие полегания травостоя. Таким образом, по отношению к азоту у луговых трав фактически отсутствует не только «идеальный оптимум организма», но и аутэкологический оптимум. Ясно выраженный оптимум по отношению к азоту появляется лишь на синэкологическом уровне: более низкорослые и менее отзывчивые на азот травы «предпочитают» невысокие уровни азотного питания, поскольку при более высоких уровнях они затеняются и конкурентно вытесняются более высокорослыми и более отзывчивыми на азот.

В итоге наиболее перспективен поиск синэкологических оптимумов видов. Возможны 2 пути такого поиска: дифференциальный (монофакторный) и интегральный (синфакторный). При дифференциальном подходе изучаются оптимумы видов по отношению к отдельным факторам, а при интегральном — выявляются максимумы мощности видов, а затем определяются те экотопические параметры и фитоценозы, к которым эти максимумы приурочены.

Дифференциальный подход основан на ординации. Она может быть прямой — экологической (прямой градиентный анализ) или непрямой — фитоценотической (все прочие методы). При непрямой (фитоценотической) ординации градации экологических факторов «моделируются» (подменяются) градациями сходства-различия состава фитоценозов по отношению к составу «опорных» фитоценозов. Примером может служить ординация Л. Г. Раменского и др. (1956) по фактору увлажнения. В основу ее положен опорный фитоценотический ряд из 3 ступеней: сухих, влажных и сырых лугов. Эти ступени выделены, исходя из «показаний растительности, рельефа и почв» (Раменский и др., 1956 : 34). Многочисленные промежуточные ступени (градации) выделяются посредством своеобразной фитоценотической интерполяции, а ступени, выходящие за пределы опорного ряда, — «суперсухие» (остепненные) и «суперсырые» (болотистые), — посредством аналогичной фитоценотической экстраполяции. Для каждой ступени вычисляются элективные средние проективного обилия видов. В экологических таблицах Л. Г. Раменского и др. (1956), составленных по этим данным, указываются амплитуды ступеней увлажнения для различных уровней проективного обилия каждого вида. П. Г. Плюта (1994) по данным этих таблиц построил кривые проективного обилия по градиенту увлажнения. Все они оказались одновершинными и имели симметричную колоколообразную форму. Точки перегиба кривых он рассматривает в качестве оптимумов. Однако следует иметь ввиду, что тотальная

однотипность кривых, их одновершинность и симметричность по сути дела «запрограммированы» самой методикой фитоценотической ординации, не связанной с реальными градациями увлажнения и отражающей лишь градации сходства-различия состава фитоценозов по вектору увлажнения.

Примером изучения монофакторных экологических оптимумов луговых трав по данным прямого градиентного анализа могут служить исследования H. Ellenberg (1958) распределения видов по градиенту pH. При этом для ряда видов, в частности для *Festuca rubra*, им было установлено 2 оптимума; один — в зоне кислых почв, другой — в зоне щелочных. Подобные монофакторные оптимумы, установленные посредством прямой ординации, отражают реальность. Однако практически невозможно от этих монофакторных оптимумов (по отношению к отдельным факторам) перейти к синэкологическому оптимуму, отражающему оптимальное для вида сочетание всех факторов. Предложение графического совмещения монофакторных оптимумов (Межжерин, 1994) исходит из 2 ложных предпосылок: 1) облигатной одновершинности и симметричности монофакторных кривых; 2) отсутствия взаимодействия факторов как между собой, так и в их воздействиях на растения.

Еще более существенным недостатком монофакторных экологических оптимумов является то, что при их установлении фитоценотический фактор «выносится за скобку» и, как таковой, не учитывается. Между тем именно фитоценотические факторы во многих случаях предопределяют положение монофакторных оптимумов.

Интегральный подход в противоположность дифференциальному исходит не из экопараметров, а из параметров мощности видов: искомые оптимумы находятся там, где эти параметры максимальны. Остается лишь определить экотопические и фитоценотические «координаты» (параметры) найденных оптимумов.

Первым и пока единственным примером такого подхода является исследование И. Л. Крыловой (1983). Она изучала «фитоценотические» (синэкологические) оптимумы некоторых видов лекарственных растений. С этой целью для каждого вида закладывались пробные площадки во всех тех местообитаниях, в которых он встречается. На этих площадках проводились полные геоботанические описания, определялись параметры мощности ценопопуляций изучаемых видов и учитывался комплекс экопараметров. Ценность примененного И. Л. Крыловой интегрального подхода несомненна. Однако методика его реализации далека от совершенства. Ведь для поиска оптимума каждого вида необходим огромный объем исследований, а репрезентативность полученных данных невысока, поскольку на каждый тип местообитаний приходится лишь 1—2 пробных площадки, притом одноразовые учеты на лугах ненадежны ввиду разногодичной изменчивости всех учитываемых параметров.

На наш взгляд, наиболее рационально изучать синэкологические оптимумы на основе экологической классификации растительности, поскольку при этом можно без всяких дополнительных исследований выявить оптимумы всех видов, притом с высокой степенью достоверности. В настоящем сообщении для выявления и анализа синэкологических оптимумов луговых трав на невыпасаемых лугах Окской поймы использованы материалы экологической классификации, которые собирались нами в течение 7 лет — с 1983 по 1989 г. (Куркин, 1987; Куркин, Левицкая, 1989; Куркин, Ярошенко, 1992). С целью поиска и анализа синэкологических оптимумов по каждому из 25 экологических типов фитоценозов вычислены средние (моды) основных экопараметров и верхние тертили проективного обилия видов[2] из числа доминантов и субдоминантов.

В таблице экологические типы лугов расположены согласно их порядковых номеров в ранее опубликованной классификации (Куркин, Ярошенко, 1992). Типы

[2] Проективное обилие вида в отличие от численного обилия всегда однозначно характеризует его мощность (Уранов, 1961) и площадь его светопользования (Раменский, 1971). Репрезентативность оценки проективного обилия в целом выше, чем весового обилия (Куркин, 1993), притом проективное обилие вида может быть перечислено в его весовое обилие (Раменский, 1966; Куркин и др., 1998). С учетом всего этого при поисках синэкологических оптимумов в качестве параметра мощности вида нами использован верхний тертиль его проективного обилия.

Распределение синэкологических оптимумов видов по экологическим типам невыпасаемых («ПД» до 4.0) лугов Окской поймы

	№ экологического типа	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
	Количество объектов	19	22	20	10	7	7	23	14	28	85	11	36	23	12	10	37	6	23	14	7	7	5	3	16	18
	Ступень поемности	*ок*	*ск*	*ук*	*ук*	*ук*	*ук*	*ок*	*ук*	*ок*	*ук*	*ок*	*ук*	*ук*	*ук*	*с*	*с*	*уд*	*уд*	*укс*	*удс*	*уд*	*уд*	*од*	*од*	*од*
	Гранулометрический профиль	*п*	*п*	*п*	*п*	*с*	*с/п*	*п*	*п*	*с/п*	с/п	с	*с*	*п/с*	*сл*	*п*	*с*	*п*	*с*	*с*	*с*	*с*	*с*	*п*	*с*	*с*
	Увлажнение («У»)	60	62	65	73	73	82	58	59	54	59	62	63	62	66	72	75	86	86	70	78	86	88	93	96	96
	Аллювиальность («А»)	1	1.5	1.5	2	3.8	3.5	1.5	3.5	1.5	2	2.5	3.5	5	7.5	7	7	8.5	7	4	4	3	2.5	7	6.5	3
	pH	4.6	4.6	4.6	4.2	5.9	5.2	6.2	5.8	5.8	5.6	7.4	6.2	6.3	6.1	6.6	6.7	7.6	5.9	5.1	5.4	4.9	4.6	7.3	5.6	4.5
	Богатство почвы («Б—З»)	11	10	10	9.5	13	12	13	12	13	12	13	13	13	14	14	14	14	14	14	14	14	13	14	14	14
№ п/п	Вид	Проективное обилие, % /верхний тертиль/																								
1	*Agrostis tenuis*	5	5.5	1.5	0.8	sol	rr																			
2	*Carex praecox*	3.5	4	1.5	rr	3.5		2.5	6	2.3	2	sol	1.3	6		1.3				0.5	rr	rr				
3	*Potentilla argentea*	2.3	1	sol				5	5		sp			2												
4	*Sedum acre*	5	rr					10	4																	
5	*Artemisia campestris*	5						1																		
6	*Poa angustifolia*	2	3	1.5				2	1	0.5	3	3	6.5	2	sp											
7	*Berteroa incana*	sol						1.5	0.1	cop_1																
8	*Achillea millefolium*	rr	0.5	0.5	2	0.5		0.5	1.5	3.5	1.5	cop_1	2	1	rr			sol								
9	*Hieracium pilosella*		30																							
10	*Nardus stricta*			22.5	32																					
11	*Galium verum*			sp				cop_1	rr	4	3	cop_1	2	2						rr						
12	*Festuca rubra*					10	3			0.8	3		un													
13	*F. pratensis*			sol		0.5	rr				cop_1	6	3							6	5					
14	*Deschampsia caespitosa*				13.5	20	29													sp	12.5					
15	*Phleum pratense*				rr	0.5	0.5				sol	0.5	1							10	7.5					
16	*Glechoma hederacea*				2	2.5	0.5													1.5	2					
17	*Poa pratensis*				1.5	1.5	cop_1													0.5	rr					

18	*Ranunculus acris*				1.3	2.5														sol	sp					
19	*R. auricomus*				0.6	1.5														1	sp					
20	*Filipendula ulmaria*				0.5	sp	rr																15			
21	*Viola epipsila*				rr		14																			
22	*Lysimacia nummularia*					5.5														7.5		9				
23	*Carex leporina*					1.5	sol																			
24	*Ranunculus repens*					1															4.5	12		4		
25	*Carex acuta*					rr	5														sol	rr	25	2.5	38	9
26	*Juncus filiformis*						4																			
27	*Potentilla anserina*					4	3																			
28	*Elytrigia repens*							1	1	1.3	1.5	5	7	0.5	0.8	3	20	rr		7	19	9				
29	*Alopecurus pratensis*					2					sol	cop_1	1		1.5		sol			sp	9	cop_1	sp			
30	*Festuca valesiaca*							1		19																
31	*Medicago falcata*							2.5		1.5	1.5	2.5	2.3	3												
32	*Calamagrostis epigeios*								15					5		4.5										
33	*Astragalus danicus*									1.5	1.5															
34	*Filipendula vulgaris*									rr	3															
35	*Fragaria viridis*									2	10		2		rr											
36	*Geranium pratense*											10	1.5							1.5						
37	*Thalictrum minus*											1.5	rr													
38	*Bunias orientalis*											5														
39	*Phlomis tuberosa*											1														
40	*Bromopsis inermis*											sp	un	5	33	33	20	sp		sol	sp					
41	*Artemisia abrotanum*														sol	11		14								
42	*Phalaroides arundinacea*																27	7.5	60				0.5	un	17	
43	*Poa palustris*																sol		sp	cop_1	3.5	11	cop_1			
44	*Galium rubioides*																sp			1.5	rr					
45	*Carex vulpina*																		sp		3	15				
46	*Trifolium repens*																			rr	5					

№ п/п	Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
47	*Eleocharis palustris*																				sol	1.5	sp	1.5		
48	*Achillea cartilaginea*																	sol	sp		sol	1				
49	*Galium palustre*																				un	4			rr	un
50	*Beckmannia eruciformis*																					5				
51	*Stellaria palustris*																					3				
52	*Carex vesicaria*																						15			5
53	*Agrostis stolonifera*															0.8								3		
54	*Mentha arvensis*															un		1						9		
55	*Equisetum fluviatile*																							5		
56	*Stachys palustris*																							2.5		
57	*Alisma plantago-aquatica*																							1		
58	*Glyceria maxima*																								9	30
	Число оптимумов	5	4	1	5	12	5	3	3	4	5	6	3	3	2	3	3	1	1	7	7	9	3	7	2	2
	В том числе светолюбивых эксплерентов	0	0	0	0	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	4	0	5	0	0
	Их суммарное проективное обилие, %	0	0	0	0	5	3	1.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	21	0	21	0	0

Примечание. I. Экологические типы (фитоценозов): 1 — равниннополынно-едкоочитково-тонкополевицевый с лишайниками; 2 — тонкополевицево-волосистоястребинковый; 3 — белоусовый; 4 — щучково-белоусовый; 5 —красноовсяницево-щучковый; 6 — осоково-ситниково-щучковый; 7 — серебристолапчатково-едкоочитковый с полынью равнинной и типчаком; 8 — серебристолапчатково-раннеосочково-наземновейниковый с очитком едким; 9 — тысячелистниково-настоящеподмаренниково-типчаковый; 10 — красноовсяницево-настоящеподмаренниково-клубничный; 11 — свербигово-луговоовсяницево-луговогераниевый; 12 — луговоовсяницево-узколистномятликово-пырейный; 13 — кострецово-раннеосочково-наземновейниковый; 14 — кострецовый с бутенем прескотта; 15 — наземновейниково-высокополынно-кострецовый; 16 — кострецово-пырейно-канареечниковый; 17 — канареечниково-высокополынно-ивовый; 18 — канареечниковый; 19 — луговоовсяницево-пырейно-тимофеевковый; 20 — лисохвостово-щучково-пырейный; 21 — болотномятликово-ползучелютиково-лисьеосоковый; 22 — таволгово-крупноосоковый; 23 — ползучелютиково-топянохвощово-мятовый с ситнягом болотным; 24 — канареечниково-манниково-остроосоковый; 25 — остроосоково-манниковый. II. Ступени поемности: *ок* — особо краткопоемная; *ск* — собственно краткопоемная; *ук* — умеренно краткопоемная; *с* — среднепоемная; *укс* — укороченно среднепоемная; *удс* — удлиненно среднепоемная; *уд* — умеренно долгопоемная; *од* — особо долгопоемная. III. Гранулометрический профиль: *п* — песчаный; *с* — суглинистый; *с/п* — суглинисто-песчаный (двуслойный); *п/с* — песчано-суглинистый (обратно-двуслойный); *сл* — слоистый. IV. Увлажнение («У»), аллювиальность («А»), богатство почвы («Б—З») в ступенях по шкалам Л. Г. Раменского и др. (1956). V. Названия растений даны по «Определителю растений Мещеры» (1986—1987). Обилие по Друде с придержками А. А. Уранова (1935). Оптимумы видов заключены в рамки.

1—3 относятся к псаммофитно-пустошному классу, типы 4—6 — к классу болотистых краткопоемных лугов, типы 7—12 — к классу остепненных лугов, типы 13—18 — к классу аллювиафильных лугов, типы 19 и 20 — к классу настоящих лугов, типы 21 и 22 — к классу болотистых умеренно долгопоемных лугов и типы 23—25 — к классу болотных особо долгопоемных лугов. Естественно, что на стыках между классами «соседние» в таблице типы в целом более резко различаются, чем «внутри классов». Так, типы 6 и 7, расположенные на стыке болотистых и остепненных лугов, крайне резко различаются по увлажнению («У» соответственно 82 и 58) и по составу ценозов. Но и «внутри» классов нет полного соответствия между близостью расположения в таблице и синэкологической близостью. Так, типы 7 и 9 по параметрам поемности, аллювиальности и составу ценозов более близки друг к другу, нежели расположенный между ними тип 8. Поэтому о степени синэкологической близости необходимо судить по сходству экопараметров и состава ценозов.

Для каждого вида синэкологически оптимальными считались те типы (или группы синэкологически близких типов), к которым были приурочены явные максимумы проективного обилия (в 2 раза и более превышающие уровень обилия в других синэкологически смежных типах).

Данные таблицы позволяют рассмотреть видовые различия по числу и характеру синэкологических оптимумов, а также закономерности их распределения по экологическим типам фитоценозов.

Видовые различия числа и характера синэкологических оптимумов

Из представленных в таблице видов лишь один (*Medicago falcata* L.) не имеет ясно выраженного оптимума: среди тех 6 синэкологически смежных типов (7, 9, 10, 11, 12 и 13), в которых *Medicago falcata* представлена и является субдоминантом, нет ясно выраженного максимума ее проективного обилия.

Один оптимум имеют 35 видов. По мощности видов в «точках» оптимумов последние можно разделить на монодоминантные (вид формирует монодоминантный ценоз), содоминантные (вид входит в число доминантов полидоминантного ценоза) и «относительные» (вид имеет проективное обилие меньше, чем у доминантов, но не менее 1 %).[3] По дискретности оптимумы разделяются на «компактные» (приуроченные к одному экологическому типу) и «растянутые» (занимающие 2 или даже 3 синэкологически смежных типа). Монодоминантные оптимумы имеют 5 видов: *Hieracium pilosella* L., *Nardus stricta* L., *Festuca valesiaca* Gaud., *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub. и *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb. Наиболее компактный (узкий) оптимум у *Hieracium pilosella*, которая, являясь монодоминантом в типе 2, практически отсутствует в экологически смежных типах 1 и 3. Это определяется, видимо, тем, что экологический тип 1 лежит уже за пределами ее ареала толерантности, а в типе 3 она конкурентно исключается *Nardus stricta*. Наиболее широкий оптимум у *Bromopsis inermis*, который является монодоминантным в типах 14 и 15, а также содоминантным в типе 16.

Содоминантные оптимумы имеют 11 видов: *Agrostis tenuis* Sibth., *Artemisia campestris* L., *Phleum pratense* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Viola epipsila* Ledeb., *Fragaria viridis* Duch., *Geranium pratense* L., *Poa palustris* L., *Carex vulpina* L., *Mentha arvensis* L., *Equisetum fluviatile* L.

У остальных видов с одним оптимумом последний является относительным, субдоминантным.

Два оптимума имеют 11 видов: *Sedum acre* L., *Poa angustifolia* L., *Festuca rubra* L., *F. pratensis* Huds., *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv., *Glechoma hederacea* L.,

[3] Для видов, имеющих проективное обилие менее 0.5 %, вместо него оценивалось обилие по Друде с придержками А. А. Уранова (1935), связывающими градации обилия со средним расстоянием между побегами. Cop_1 соответствует расстоянию между побегами, равному в среднем 70 см. Виды с малой проекцией одного побега могут иметь проективное обилие менее 0.5 % даже при обилии по Друде—Уранову cop_1.

Ranunculus auricomus L., *Lysimachia nummularia* L., *Artemisia abrotanum* L., *Eleocharis palustris* (L.) Br., *Carex vesicaria* L. При этом у *Sedum acre* и *Poa angustifolia* экотопы двух оптимумов различаются в отношении pH (4.6 и 6.2) и богатства почвы (10 и 13), а у *Poa angustifolia*, кроме того, в отношении гранулометрического профиля почв (песчаный и суглинистый). У *Festuca rubra* экотопы двух оптимумов довольно резко различаются по увлажнению: первый оптимум приурочен к сыроватым почвам притеррасья («У» 73), а второй — к остепненным лугам («У» 59). У *Deschampsia caespitosa*, *Glechoma hederacea*, *Ranunculus auricomus* и *Lysimachia nummularia* экотопы двух оптимумов при сходстве по увлажнению различаются по степени поемности, аллювиальности и богатства почв, поскольку первый оптимум приурочен к краткопоемному притеррасью, а второй — к среднепоемным лугам центральной части поймы. У *Artemisia abrotanum*, *Eleocharis palustris* и *Carex vesicaria* экотопы двух оптимумов различаются по степени поемности и увлажнения.

Особое положение занимает *Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch. Формально, судя по таблице, он имеет 3 оптимума. Однако при анализе экопараметров этих оптимумов оказывается, что они по сути дела образуют один «супероптимум», растянутый на 3 ступени поемности (среднепоемная — тип 16, умеренно долгопоемная — тип 18 и особо долгопоемная — тип 24), приуроченный к деятельно аллювиальным экотопам («А» 6, 5—7) с суглинистыми почвами, имеющими pH, близкую к нейтральной.

По 3 экологически обособленных оптимума имеют 7 видов: *Potentilla argentea* L., *Achillea millefolium* L., *Ranunculus repens* L., *Carex acuta* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Alopecurus pratensis* L., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth.

У *Potentilla argentea* 2 оптимума приурочены к песчаным почвам. Один из них основной (типы 7 и 8) связан с циркумнейтральной pH (5.8—6.0), а другой — с pH 4.6 (тип 1). Третий оптимум приурочен к песчано-суглинистым почвам, представляющим заносы суглинистых почв песком (тип 13). Оптимумы *Achillea millefolium* экотопически весьма разнообразны. Основной оптимум приурочен к сильно остепненным типчаковым фитоценозам («У» 54) с суглинисто-песчаными почвами (тип 9). Второй оптимум, наоборот, связан с сыроватым («У» 73) притеррасьем (тип 4), а третий оптимум располагается на умеренно сухих («У» 63) суглинистых почвах (тип 12).

Оптимумы *Ranunculus repens* различаются по степени поемности, увлажнения и аллювиальности. Основной (более высокий) оптимум приурочен к умеренно долгопоемному типу 21 («У» 86), второй (меньший) оптимум — к особо долгопоемному («У» 93) деятельно аллювиальному («А» 7) типу 23, а третий (наименьший) — к сыроватому («У» 73) притеррасному краткопоемному типу 5.

У *Carex acuta* основной монодоминантный оптимум приурочен к особо долгопоемному («У» 96) деятельно аллювиальному («А» 6.5) экотопу (тип 24), который менее благоприятен для более высокорослых конкурентов (*Phalaroides arundinacea* и *Glyceria maxima*). Второй менее высокий оптимум приурочен к умеренно долгопоемному слабо аллювиальному («А» 2.5) притеррасью (тип 22). Третий наименьший (субдоминантный) оптимум приурочен к краткопоемному сырому («У» 82) притеррасью (тип 6).

Оптимумы *Elytrigia repens* располагаются на суглинистых почвах. Один из них приурочен к среднепоемному деятельно аллювиальному («А» 7) экотопу (тип 16), где содоминирует с 2 также длиннокорневищными злаками, для одного из которых (*Bromopsis inermis*) этот экотоп «сыроват» («У» 75), а для другого (*Phalaroides arundinacea*) — «суховат». Второй оптимум приурочен к удлиненно среднепоемному («У» 78) умеренно аллювиальному экотопу (тип 20), который сыроват для мезофильных конкурентов и суховат — для гидрофильных. Третий невысокий, но растянутый оптимум приурочен к краткопоемным экотопам с полидоминантными фитоценозами (типы 11 и 12).

У *Alopecurus pratensis* все оптимумы, как и у *Elytrigia repens*, располагаются на суглинистых почвах. Один из них (более высокий) приурочен к удлиненно среднепоемному умеренно аллювиальному типу 20, где он содоминирует с *Elytrigia repens*.

Два другие оптимума очень низкие. Один из них приурочен к сыроватому краткопоемному притеррасью (тип 5), а другой — к деятельно аллювиальному («А» 7.5) краткопоемному («У» 66) экотопу (тип 14) с монодоминантным кострецовым фитоценозом.

У *Calamagrostis epigeios* основной (доминантный) оптимум приурочен к умеренно краткопоемному и умеренно аллювиальному экотопу с песчаной почвой (тип 8). Два других оптимума невысокие (субдоминантные) приурочены к заносам песком суглинистых почв (тип 13) и к среднепоемным пескам прирусловья (тип 15). Таким образом, в условиях Окской поймы *Calamagrostis epigeios* «играет роль» псаммофила. Однако, как показали исследования П. А. Смирнова (1958) и К. В. Зворыкиной (1983), вейник наземный весьма обилен в березняках с суглинистыми почвами. Более того, в Барабинской лесостепи (Западная Сибирь), где преобладают суглинистые почвы, вейник наземный является универсальным содоминантом в фитоценозах и остепненных (вейниково-мелкоразнотравных), и настоящих (вейниково-крупноразнотравных), и солонцово-солончаковатых (вейниково-солонечниковых) лугов (Куркин, 1957). Если учесть, что в Окской пойме именно на песчаных почвах отсутствуют (или малообильны) такие рыхлокустовые злаки, как *Festuca pratensis* и *Phleum pratense*, а для лугов Барабинской лесостепи они вообще нехарактерны, то можно предположить, что вейник наземный, имея чрезвычайно широкий экотопический ареал толерантности, занимает экотопы, свободные от рыхлокустовых злаков, т. е. приуроченность его оптимумов имеет не экотопическую, а фитоценотическую обусловленность.

Четыре оптимума имеет только один вид *Carex praecox* Schreb. Этот вид имеет в Окской пойме весьма широкий ареал толерантности, встречаясь в 16 из 25 экологических типов. Оптимумы его невысокие и приурочены к явно различным экотопам: по увлажнению («У») от 59 до 73, по аллювиальности («А») от 1 до 5, по pH от 4.6 до 6.3, по гранулометрическому профилю от песчаных до тяжелосуглинистых. Совершенно очевидно, что приуроченность этих оптимумов обусловлена не экотопическими, а ценотическими факторами.

В порядке обобщения можно утверждать, что виды, имеющие несколько экотопически различных оптимумов, обладают широким экотопическим ареалом (эвритопы), компенсирующим их невысокую конкурентную мощность. Оптимумы этих видов приурочены к тем участкам их экотопических ареалов, которые неблагоприятны для их основных конкурентов.

Закономерности распределения оптимумов по экологическим типам фитоценозов

Как показывают итоговые данные таблицы, нет ни одного экологического типа, к которому не был бы приурочен оптимум хотя бы одного вида. Это, на наш взгляд, может служить подтверждением ранее высказанного нами (Куркин, 1989) предположения, что именно экологические типы лугов являются аналогами экологических ниш, к которым в той или иной степени приурочены виды растений. Те же данные показывают, что распределение оптимумов по экологическим типам весьма неравномерно. По одному оптимуму имеют 3 экологических типа. Два из них представляют монодоминантные фитоценозы, в которых оптимум имеет единственный эдификатор, конкурентно подавляющий все прочие виды. Таковы тип 3 (белоусовый) и тип 16 (канареечниковый). Третий тип с одним оптимумом приурочен к пионерным стадиям зарастания песчаных пляжей (тип 17). Здесь оптимум имеет лишь *Artemisia abrotanum*.

Максимальное число оптимумов (12) приурочено к типу 5, который прилегает к коренному берегу и увлажняется грунтовым потоком, содержащим элементы минерального питания. В этих условиях коллективным эдификатором является блок дернообразующих видов (*Deschampsia caespitosa*, *Festuca rubra*, *Poa pratensis*, *Carex praecox*), который перехватывает кислород воздуха и тем самым подавляет развитие

более глубокоукореняющихся затеняющих видов верховых злаков и крупного разнотравья. Слабое затенение в сочетании с устойчивым увлажнением и минеральным питанием создает условия для оптимумов целого ряда видов мелкоукореняющегося разнотравья (*Ranunculus repens*, *R. acris*, *R. auricomus*, *Potentilla anserina*, *Glechoma hederacea*, *Lysimachia nummularia*).

В распределении оптимумов можно усмотреть своего рода ценотическую иерархию. Виды, сочетающие толерантность к тем или иным экстремальным экотопам с высокой конкурентной мощностью («патиенто-виоленты»), в этих экстремальных условиях имеют монодоминантные оптимумы. Таков дернообразующий ацидофил-олиготроф *Nardus stricta* в типе 3. Таковы затеняющие длиннокорневищные аллювиафилы *Bromopsis inermis* и *Phalaroides arundinacea*, господствующие соответственно в типах 14—15 и 18. Таков высокорослый гелофит *Glyceria maxima* в типе 25. Экопатиенты, конкурентно уступающие вышеперечисленным, имеют оптимумы в экотопах либо промежуточных между занятыми «патиенто-виолентами» (например, *Carex acuta* в типах 22 и 24), либо в экотопах еще более экстремальных (например, *Hieracium pilosella* в типе 2).

Бóльшая часть видов не обладает толерантностью к экстремальным экотопам и потому вынуждена располагать свои оптимумы в экотопах с циркумнейтральной pH, умеренной и слабой аллювиальностью и луговым увлажнением, формируя полидоминантные фитоценозы. При этом оптимумы видов группируются не только экотопически, но и фитоценотически. Так уже выше отмечалось, что к типу 5 приурочена целая группа дернообразующих видов, коллективно подавляющих верховые злаки. Так, к типу 11 приурочены оптимумы целой группы широколистных видов двудольных (*Geranium pratense* L., *Thalictrum minus* L., *Bunias orientalis* L., *Phlomis tuberosa* L.), конкурентно подавляющих низовые дернообразующие злаки. К типу 19 приурочены оптимумы рыхлокустовых злаков (*Phleum pratense* и *Festuca pratensis*), которые совместно с оптимумами двудольных конкурентно подавляют (затеняют) те же низовые дернообразующие злаки.

Такие эвритопные длиннокорневищные злаки, как *Elytrigia repens* и *Galamagrostis epigeios*, обладающие свойствами эксплерентности, располагают свои оптимумы на «стыках» между монодоминантными оптимумами «патиенто-виолентов» и вышеперечисленными полидоминантными синузиями оптимумов. Таковы типы 8, 12, 13, 15, 16 и 20 (см. таблицу).

Наконец, оптимумы светолюбивых низкорослых эксплерентов (*Ranunculus repens*, *Stellaria palustris* Retz., *Potentilla anserina*, *Agrostis stolonifera* L.) приурочены к ценотически (конкурентно) наименее замкнутым экологическим типам (типы 21 и 23), где они доминируют (см. итоговые строчки таблицы).

Заключение

Таким образом, используя материалы диагностических таблиц экологических классификаций лугов, можно без дополнительных исследований не только выявлять синэкологические оптимумы всех доминантов и субдоминантов, но и вскрывать закономерности их распределения по экологическим типам лугов. Следует, однако, иметь в виду, что эти оптимумы и закономерности их распределения относятся к лугам, не испытывающим таких сильных антропогенных воздействий, каковыми являются выпас и внесение минеральных (прежде всего азотных) удобрений. Кроме того, следует учитывать, что показатели оптимумов, а отчасти и их распределение по экологическим типам лугов могут изменяться по годам в связи с разногодичной изменчивостью как экотопических, так и фитоценотических условий. Поэтому динамика синэкологических оптимумов на лугах заслуживает специального рассмотрения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гордеева М. М. Изменения растительности олиготрофного сфагнового болота при внесении удобрений и подсеве трав // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т. 86. Вып. 2. С. 88—99.

Заугольнова Л. Б. Понятие оптимума у растений // Журн. общ. биол. 1985. Т. 46. № 4. С. 444—452.

Зворыкина К. В. Эколого-ценотическая характеристика некоторых представителей рода *Calamagrostis* Adans. (на примере южно-таежных березняков) // Эколого-ценотические и географические особенности растительности (к 100-летию В. В. Алехина). М., 1983. С. 85—98.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб., 1997. 316 с.

Крылова И. Л. О фитоценотическом оптимуме некоторых видов растений // Эколого-ценотические и географические особенности растительности (к 100-летию В. В. Алехина). М., 1983. С. 121—134.

Куркин К. А. Луга Барабы и их улучшение. М., 1957. 148 с.

Куркин К. А. Опыт экологической классификации растительности пойменных лугов. Обоснование ландшафтно-экологических классификаций (по частям поймы) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 12. С. 1605—1616.

Куркин К. А. Фитоценотическая конкуренция. Влияние конкуренции на экотопическое распределение видов // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 5. С. 614—626.

Куркин К. А. Опыт мониторинга пойменных лугов: анализ динамики видов и синузий фитоценозов долгопоемного луга в ходе антропогенной сукцессии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Вып. 4. С. 66—82.

Куркин К. А., Комахин П. И., Коптелова С. Г. Оценка качества естественных сенокосов по данным их геоботанического описания // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 12. С. 53—65.

Куркин К. А., Левицкая Г. Е. Опыт экологической классификации растительности пойменных лугов. Разработка единой экологической классификации на основе синтеза ландшафтно-экологических классификаций (по частям поймы) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 3. С. 373—389.

Куркин К. А., Ярошенко З. Ф. Опыт экологической классификации растительности пойменных лугов. Эколого-генетическая классификация лугов Окской поймы // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 12—26.

Лархер В. Экология растений. М., 1978. 384 с.

Лопатин В. Д. Закономерности развития болот и лугов и их связь с режимом увлажнения почв: Автореф. ... д-ра биол. наук. Петрозаводск, 1971. 51 с.

Лопатин В. Д. Типы режимов увлажнения почв и их общебиологическое значение // Экология, 1993. № 2. С. 82—85.

Межжерин В. А. Закон минимума Либиха: возможности его верного прочтения и практического применения // Экология. 1994. № 2. С. 3—8.

Определитель растений Мещеры / Под ред. В. Н. Тихомирова; МГУ. М., 1986—1987. Ч. 1. 1986. 240 с.; Ч. 2, 1987. 224 с.

Плюта П. Г. Оптимумы растений и характеры их распределения в пределах диапазона толерантности к увлажнению среды // Экология. 1994. № 4. С. 18—24.

Работнов Т. А. О работах Г. Элленберга по каузальному изучению луговой растительности // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 5. С. 634—638.

Работнов Т. А. Экология луговых трав. М. 1985. 176 с.

Раменский Л. Г. Прямые и комбинированные методы количественного учета растительного покрова // Естественные кормовые угодья СССР. М., 1966. С. 17—45.

Раменский Л. Г. Избранные работы. Л., 1971. 334 с.

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков С. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

Смирнов П. А. Флора Приокско-террасного государственного заповедника // Тр. Приокско-террасного гос. заповедника. М., 1958. Вып. 2. 247 с.

Уранов А. А. О методе Друде // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1935. Т. 44. Вып. 1-2. С. 18—31.

Уранов А. А. К вопросу о совместном определении обилия и покрытия // Тр. Моск. ветеринарной академии. М., 1961. Т. 38. С. 105—109.

Шенников А. П. Природные факторы распределения растений в экспериментальном освещении // Журн. общ. биол. 1942. Т. 3. № 5-6. С. 331—361.

Ellenberg H. Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten // Ber. deutsch. bot. Geselsch. 1953. Bd 65. S. 351—362.

Ellenberg H. Bodenreaction (einschlißlich Kalkfrage) // Handb. der Pflanzenphysiologie. Berlin; Göttingen; Heidelberg, 1958. Bd 4. S. 638—708.

Дединовская опытная станция
по пойменному луговодству
ВНИИ кормов им. В. Р. Вильямса
Московская обл.

Получено 12 VII 1999

SUMMARY

An integral method to reveal synecological optimums on the basis of ecological plant classification has been tested. For this purpose the data from diagnostic tables of our plant classification for the Oka-river alluvial plain were used. For each of 25 ecological phytocoenosis types, the arithmetic means of ecological indices and the upper tertils of projective species abundance (provided that there is no grazing) have been calculated. Half of 58 dominants and subdominants have one optimum, 11 species — two optimums, 7 species — three optimums and 1 species — four optimums. The ecological and phytocoenotic interpretations of the data obtained are given.

УДК 581.9(571.651)

© Ю. П. Кожевников

ФЛОРА СРЕДНЕЙ ЧУКОТКИ И ЕЕ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ

Yu. P. KOZHEVNIKOV. FLORA OF THE MIDDLE CHUKOTKA AND ITS DIFFERENTIATION

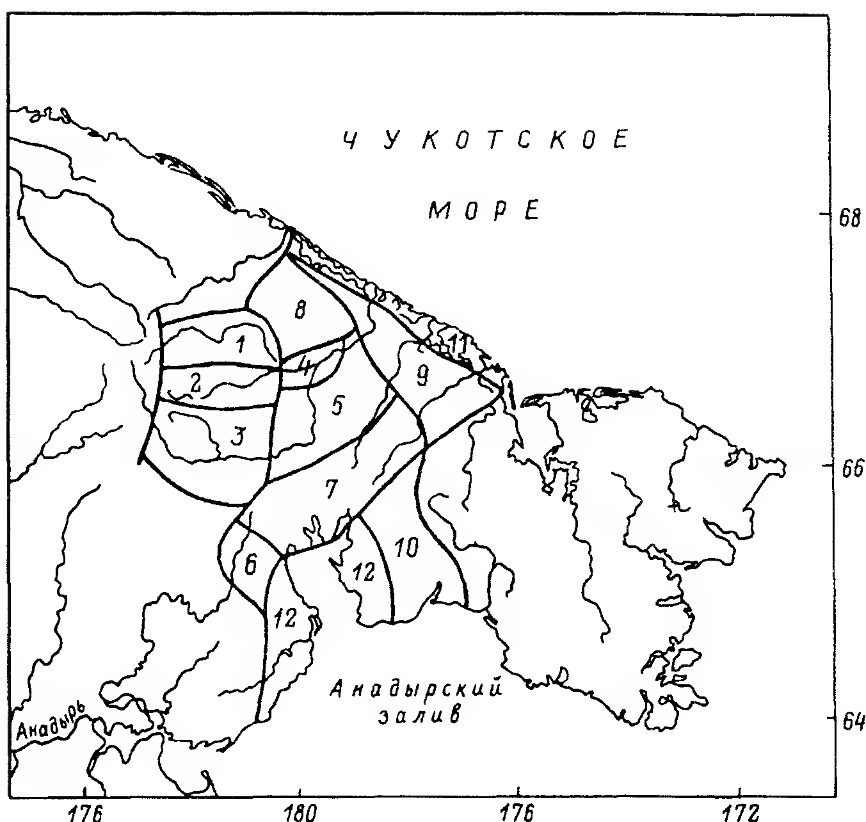
Приведен перечень видов и подвидов растений 12 ландшафтных районов средней Чукотки. Флористическая дифференциация районов характеризуется плавными изменениями от континентальной к океанической Чукотке, а также с юга на север, что не позволяет видеть в этих подразделениях ранг выше района.

Ключевые слова: флора, дифференциация, ландшафтные районы, средняя Чукотка.

К настоящему времени опубликованы результаты обстоятельного флористического изучения на западе (Кожевников, 1993а, б; Коробков, Секретарева, 1997) и востоке (Дервиз-Соколова, 1966; Тихомиров, Гаврилюк, 1966; Юрцев и др., 1994а, б; Секретарева, 1993; Катенин, Секретарева, 1996, и др.) Чукотки. Таким образом, хорошо освещены флоры глубоко континентальных и предельно океанических территорий Чукотки. Логика исследований требует соответствующего освещения промежуточной территории, на которой осуществляется переход от континентальных условий к океаническим.

Средняя Чукотка, под которой понимается бассейн р. Амгуэмы и хребет Искатень с прилегающими к нему на юге низкогорьями и низменностями, изучалась автором в период 1971—1976 гг. Результаты этого исследования, включающие перечень видов с их экологическими характеристиками, были опубликованы ранее (Кожевников, 1979а, б). Позднее, в 1987 и 1989 гг., были проведены новые исследования, существенно дополнившие прежние данные. Кроме того, вдоль трассы Эгвекинот-Иультин проводили сборы другие коллекторы (Петровский, Плиева, 1990, 1994; Кучеров, 1993). Как показывает сопоставление списков разных авторов, в переходной полосе между материковой и полуостровной Чукоткой, по всей видимости, еще могут быть сделаны уникальные находки континентальных видов в большем или меньшем отрыве от области распространения. Об этом свидетельствует тот факт, что такие виды часто предельно локализованы и неожиданно обнаружены в пунктах, где ранее работали многие флористы.

Распределение видов средней Чукотки дано по ландшафтным районам, физико-географическая и ботанико-географическая специфика которых охарактеризованы ранее (Кожевников, 1979б; 1989а) (см. рисунок). Большинство районов включает более чем одну местную (конкретную) флору, а также пункты, в которых были выполнены 1—2 однодневных маршрута во время сплавов по рекам. Общее распространение видов показано по долготным и широтным группам со следующей расшифровкой. Долготные группы: А — евразиатская, Б — циркумполярная и почти циркумполярная, В — европейско-сибирско-западноамериканская, Г — сибирско-американская, Д — восточно-сибирско-американская, Е — сибирско-западноамериканская, Ж — восточно-сибирско-западноамериканская, З — сибирская, И — восточносибирская, К — чукотско-западноамериканская, Л — чукотская. Широтные группы: *а* — арктическая, *б* — аркто-субарктическая, *г* — аркто-альпийская, *д* — субарктическая, *е* — субаркто-бореальная, *ж* — субаркто-альпийская, *з* — бореальная.



Ландшафтные районы средней Чукотки: *1* — Чантальский, *2* — Экитыкский, *3* — Верхне-Амгуэмский, *4* — Экитыкско-Амгуэмский, *5* — Средне-Амгуэмский, *6* — Верхне-Канчаланский, *7* — Искатеньский, *8* — Иультинский, *9* — Ванкаремский, *10* — Сеутаканский, *11* — Приморско-Чукотский, *12* — Крестовский.

Распределение видов сосудистых растений средней Чукотки по ландшафтным районам

(обозначены цифрами, см. рисунок)

Polypodiaceae: *Woodsia alpina* (Bolton) Gray — *2*, *7*, Б, *г*; *W. glabella* R. Br. — *1—7*, *10*, Б, *г*; *W. ilvensis* (L.) R. Br. — *1*, *2*, *3—8*, *10*, Б, *г*; *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. subsp. *fragilis* — *7*, Б, *г*; *C. fragilis* subsp. *dickieana* (Sim.) Hyl. — *1—7*, *10*, Б, *г*; *Dryopteris fragrans* (L.) Schott — *1—7*, *10*, Г, *г*; *Cryptogramma stelleri* (Gmel.) Prantl — *5*, Г, *г*.

Ophioglossaceae: *Botrychium lunaria* L. — *7*, А, *з*.

Equisetaceae: *Equisetum arvense* L. subsp. *arvense* — *2*, *3*, *6*, А, *з*; *E. arvense* subsp. *boreale* (Bong.) Tolm. — *1—12*, Б, *е*; *E. palustris* L. — 7, Б, *з*; *E. pratense* Ehrh. — *4*, Б, *з*; *E. scirpoides* Michx. — *3—5*, *7*, Б, *ж*; *E. variegatum* Schleich. — Б, *г*.

Lycopodiaceae: *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub — *5*, *7*, *8*, *10*, Б, *г*; *Lycopodium annotinum* L. subsp. *pungens* (La Pyl) Hult. — *1*, *2*, *4—7*, Б, *ж*; *Huperzia selago* (L.) Schrank et Mart. subsp. *arctica* (Tolm.) A. et D. Löve. — *2—12*, Б, *г*.

Selaginellaceae: *Selaginella rupestris* (L.) Spring — *1—7*, *9—11*, Ж, *г*.

Cupressaceae: *Juniperus sibirica* Burgsd. — *1*, Б, *г*.

Sparganiaceae: *Sparganium hyperboreum* Laest. — *1—6*, Б, *ж*.

Potamogetonaceae: *Potamogeton subsibiricus* Hagstr. — *4*, Д, *д*.

Z o s t e r a c e a e: *Zostera marina* L. — *12*, Б, з.

P o a c e a e: *Hierochloë alpina* (Sw.) Roem. et Schult. — *1—12*, Б, *г*; *H. odorata* (L.) Beauv. subsp. *arctica* Tzvel. — *5*, Б, *з*; *H. pauciflora* R. Br. — *4—7, 9—12*, Г, *б*; *Alopecurus alpinus* Smith — *4—12*, Б, *г*; *Phippsia algida* (Soland.) R. Br. — *1—12*, Б, *б*; *Arctagrostis arundinacea* (Trin.) Beal. — *1—12*, Ж, *г*; *A. latifolia* (R. Br.) Griseb. — *1—12*, Б, *г*; *Agrostis vinealis* Schreb. subsp. *trinii* (Turcz.) Tzvel. — *3—12*, Ж, *е*; *Calamagrosis arctica* Vasey. — *4, 6, 7, 10, 12*, Ж, *г*; *C. deschampsioides* Trin. — *7, 9?, 11, 12*, Б, *б*; *C. holmii* Lange — *1—12*, Б, *б*; *C. lapponica* (Wahlb.) Hartm. — *1—12*, Б, *ж*; *C. langsdorffii* (Link.) Trin. — *1—8, 10—12*, Б, *е*; *C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey et Scherb. — *4, 6, 7?, 10*, Б, *е*; *C. purpurascens* R. Br. — *1—7*, Д, *е*; *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. subsp. *borealis* (Trautv.) Tzvel. — *1—5, 6—12*, Г, *а*; *D. caespitosa* subsp. *brevifolia* (R. Br.) Tzvel. — *7, 8, 11*, Б, *а*; *D. caespitosa* subsp. *orientalis* (Hult.) Tzvel. — *3, 5, 6, 7?, 8, 12*, Д, *е*; *Trisetum spicatum* (L.) Richt. — *1—12*, Б, *е*; *T. spicatum* subsp. *molle* (Michx.) Hult. — *1, 3, 4, 5?, 9*, Д, *е*; *T. sibiricum* L. subsp. *litorale* (Rupr.) Roshev. — *5*, Е, *д*; *Helictotrichon dahuricum* (Kom.) Kitagawa — *1, 3, 4, 7*, И, *е*; *H. krylovii* (N. Pavl.) Henrard — *1, 4*, И, *е*; *Koeleria asiatica* Domin — *9*, Ж, *б*; *Pleuropogon sabinii* R. Br. — *1, 3—7, 10—12*, Г, *а*; *Poa arctica* R. Br. — *1—12*, Б, *г*; *P. glauca* Vahl. — *1—12*, Б, *г*; *P. glauca* subsp. *filiculmis* (Roshev.) Ju. Kozhevn. — *1, 3—5, 8*, З, *е*; *P. malacantha* Kom. — *1—12*, Ж, *д*; *P. paucispicula* Scribn. et Merr. — *3—12*, Е, *г*; *P. pratensis* L. — *3—6, 7?*, Б, з; *P. pratensis* subsp. *alpigena* (Blytt.) Hiit. — *1, 4, 6, 7, 8?, 11, 12*, Б, *ж*; *P. pratensis* subsp. *colpodea* (Th. Fries) Tzvel. — *3—12*, Б, *б*; *P. pseudoabbreviata* Roshev. — *1, 5, 7, 8, 10—12*, Ж, *г*; *P. sublanata* Reverd. — 4, Е, *д*; *P. versicolor* Besser subsp. *stepposa* (Kryl.) Tzvel. — *1, 4?*, И, *з*; *P. urssullensis* Trin. — *1*, З, *з*; *Dupontia fisheri* R. Br. — *7, 11—12*, Б, *б*; *D. fisheri* subsp. *psilosantha* (Rupr.) Hult. *1—7, 9—12*, Б, *б*; *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss. — *1—12*, Б, *б*; *Puccinellia borealis* Swall. — *12*, Ж, *б*; *P. hauptiana* (Krecz.) Kitagawa — *5, 7, 12*, Е, *е*; *P. phryganodes* (Trin.) Scribn. et Merr. — *7, 11, 12*, Б, *а*; *P. tenella* (Lange) Holmb. — *7, 11, 12*, Б, *а*; *Festuca altaica* Trin. — *1—12*, Ж, *ж*; *F. auriculata* Drob. — *1, 3—5, 8*, И, *е*; *F. baffinensis* Polun. — 7, Д, *г*; *F. brachyphylla* Schult. — *1—12*, В, *г*; *F. lenensis* Drob. — *1, 3, 4, 8?*, И, *е*; *F. rubra* L. — *6, 7, 9, 12?*, Б, *е*; *F. rubra* subsp. *arctica* (Hack.) Govor. — *1, 3—7, 9—12*, Б, *б*; *F. vivipara* (L.) Smith — *5—7*, Б, *б*; *Bromopsis pumpelliana* (Scribn.) Holub. — *1—12*, Д, *г*; *Elymus confusus* (Roshev.) Tzvel. — *1, 4*, И, *е*; *E. jacutensis* (Drob.) Tzvel. — *1, 4, 5*, И, *е*; *E. kronokensis* (Kom.) Tzvel. subsp. *subalpinus* (L. Neum.) Tzvel. — *1—3, 4?, 5, 6, 7?*, А, *д*; *E. macrourus* (Turcz.) Tzvel. — *1, 3—5, 7*, Ж, *ж*; *E. mutabilis* (Drob.) Tzvel. — *4*, З, *г*; *E. sajanensis* (Nevski) Tzvel. subsp. *villosus* (V. Vassil.) Tzvel. — *4, 5, 7*, И, *б*; *E. sajanensis* subsp. *hyperarcticus* (Polun.) Tzvel. — *4*, Д, *г*; *Leymus ajanensis* (V. Vassil.) Tzvel. — *1—12*, И, *г*; *L. villosissimus* (Scribn.) Tzvel. — *7, 11, 12*, Д, *б*; *Hordeum jubatum* L. — *4, 5, 7*, И, *з*.

C y p e r a c e a e: *Eriophorum brachyantherum* Trautv. — *1, 2, 5, 7, 10*, Б, *г*; *E. callitrix* Cham. — *1, 3—5, 7, 8, 10—12*, Д, *г*; *E. medium* Anderss. — *1—12*, Б, *б*; *E. polystachion* L. — *1—12*, Б, *е*; *E. russeolum* Fries. — *1, 4—6, 8—10, 11?*, Б, *г*; *E. scheuchzeri* Hoppe — *1—12*, Б, *б*; *E. vaginatum* L. — *1—12*, Б, *г*; *Maximoviczia japonica* (Maxim.) Khokhr. — *6, 7*, И, *г*; *Baeothryon caespitosum* (L.) A. Dietr. — *3, 5, 6*, Б, *г*; *Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori et Paol. — *1—10, 12*, Б, *г*; *K. sibirica* (Turcz. ex Ledeb.) Boeck — *5, 7*, Ж, *г*; *K. simpliciuscula* (Wahlenb.) Mackenz. — *3—7*, Б, *г*; *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult. — *4*, Б, *з*; *Carex aquatilis* Wahlenb. — *5?, 12*, Б, *з*; *C. aquatilis* subsp. *stans* (Drej.) Hult. — *1—12*, Б, *г*; *C. atrofusca* Schkuhr. — *3—5, 7, 10, 12*, Б, *г*; *C. bigelowii* Schwein subsp. *lugens* (H. T. Holm.) Egor. — *1—12*, Д, *г*; *C. chordorrhiza* Ehrh. — *1, 3—5, 9*, Б, *е*; *C. eleusinoides* Turcz. — *1—8, 10, 11*, Ж, *г*; *C. ericetorum* Poll. subsp. *melanocarpa* (Cham. ex Trautv.) Kük — *1—5, 7, 8, 10*, И, *е*; *C. fuscidula* V. Krecz. — *1—8, 10, 12*, Б, *г*; *C. glareosa* Wahlenb. — *7, 11, 12*, Б, *б*; *C. glacialis* Mack. — *3, 5*, Б, *г*; *C. gynocrates* Wormskj — *5, 6*, Д, *г*; *C. holostoma* Drej. — *1, 3—8, 10—12*, Б, *б*; *C. ledebouriana* C. A. Mey. — *3—7, 10*, З, *г*; *C. maritima* Gunn — *12*, Б, *а*; *C. membranacea* Hook. — *1, 3—7, 10—12*, Д, *г*; *C. misandra* R. Br. — *1—12*, Б, *г*; *C. nesophila* H. T. Holm. — *2—12*, Ж, *г*; *C. obtusata* Liljebl. — *1, 3, 4, 9*,

E, *е*; *C. pediformis* C. A. Mey. — *1*, A, *з*; *C. podocarpa* C. B. Clarke — *1—12*, Ж, *г*; *C. rariflora* (Wahlenb.) Smith — *1—12*, Б, *б*; *C. rotundata* Wahlenb. — *1—12*, В, *б*; *C. rupestris* Bell ex All. — *1—11*, Б, *г*; *C. saxatilis* L. subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela — *1—12*, Г, *г*; *C. scirpoidea* Michx. — *1—8*, *10*, Д, *г*; *C. subspathacea* Wormskj. — *7*, *9*, *11*, *12*, Б, *б*; *C. supina* Willd. ex Wahlenb. subsp. *spaniocarpa* (Steud.) Hult. — *1*, *2?*, *4*, *5*, *8*, *9*, Д, *е*; *C. tripartita* All. — *1—12*, Б, *г*; *C. ursina* Dew. — *11* Б, *а*; *C. vaginata* Tausch subsp. *quasivaginata* (Clarke) Malysh. — *1—12*, Б, *е*; *C. williamsii* Britt. — *1*, *4—8*, *12*, Г, *г*.

Juncaceae: *Juncus arcticus* Willd. — *3?*, *4*, E, *г*; *J. biglumis* L. — *1—12*, Б, *г*; *J. brachyspathus* Maxim. — *5*, З, *з*; *J. castaneus* Smith — *1—8*, *10*, *12*, Б, *г*; *J. leucochlamis* Zing. ex V. Krecz. — *3*, *4*, *5?*, *6*, *7*, *12*, E, *г*; *J. triglumis* L. subsp. *triglumis* — *3—5*, *7*, *10*, *12*, Б, *г*; *J. triglumis* subs. *albescens* (Lange) Hult. — *4*, *5*, *7*, E, *г*; *Luzula beringensis* Tolm. — *1*, *3—8*, *10—12*, И, *б*; *L. confusa* Lindb. — *1—12*, Б, *г*; *L. multiflora* (Retz.) Ley. subsp. *kjellmaniana* (Miy. et Kudo) Tolm. — *1—12*, Ж, *г*; *L. nivalis* (Laest.) Spreng. — *1—12*, Б, *б*; *L. rufescens* Fisch. — *3—5*, *7*, E, *з*; *L. tundricola* Gorodk. ex. V. Vassil. — *1—12*, E, *д*; *L. unalaschkensis* (Buch.) Satake — *1—12*, Д, *ж*; *L. wahlenbergii* Rupr. — *1—12*, Б, *б*.

Liliaceae: *Tofieldia coccinea* Richards. — *1—12*, Д, *г*; *T. pusilla* (Michx.) Pers. — *1—7*, Б, *г*; *Veratrum oxysepalum* Turcz. — *1—8*, *10—12*, Ж, *д*, *Allium schoenoprasum* L. — *1—5*, *7—11*, Б. *е*; *A. strictum* Schrad. — *4*, З, *з*; *Lloydia serotina* (L.) Reichenb. — *3—12*, E, *г*.

Orchidaceae: *Coeloglossum viride* (L.) Hartm. — *3*, *5—7*, Б, *г*; *Corallorhiza trifida* Chatel. — *4*, Б, *з*.

Salicaceae: *Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Skv. — *1*, *3*, И, *е*; *Salix alaxensis* Cov. — *1—12*, Д, *г*; *S. arctica* Pall. — *1—7*, *9—12*, Б, *б*; *S. arctica* subsp. *crassijulis* (Trautv.) A. Skv. — *1?*, *2?*. *4*, *5*, *7*, И, *г*; *S. boganidensis* Trautv. — *1—6*, *8*, И, *е*; *S. chamissonis* Anderss. — *1*, *3—12*, Ж, *б*; *S. fuscescens* Anderss. — *1—12*, Ж, *г*; *S. glauca* L. — *1—12*, Б, *г*; *S. hastata* L. — *1—12*, Г. *г*; *S. krylovii* E. Wolf — *1—12*, И, *е*; *S. lanata* L. subsp. *richardsonii* (Hook.) A. Skv. — *1—8*, *12*, Д, *г*; *S. myrtilloides* L. — *4*, A, *з*; *S. nummularia* Anderss. — *4—7*, *9—12*, З, *г*; *S. ovalifolia* Trautv. *7*, *11*, K, *б*; *S. phlebophylla* Anderss. — *1—12*, Ж, *г*; *S. polaris* Wahlenb. — *2—12*, Ж, *г*; *S. pulchra* Cham. — *1—12*, E, *б*; *S. reptans* Rupr. — *7*, *9—11*, З, *б*; *S. reticulata* L. — *1—12*, Б, *г*; *S. rotundifolia* Trautv. — *5*, *7*, *8?*, *10*, *11*, K, *б*; *S. saxatilis* Turcz. — *1—11*, И, *г*; *S. sphenophylla* A. Skv. subsp. *pseudotorulosa* A. Skv. — *1—12*, И, *г*; *S. schwerinii* E. Wolf — 3, И, *з*; *S. tsehuktschorum* A. Skv. — *1—5*, *7*, *8*, *11*, И, *е*; *S. udensis* Trautv. et Mey. — 1, И, *з*; *S. xerophila* Flod. — 7, A, *з*.

Betulaceae: *Betula platyphylla* Sukacz. subsp. *minutifolia* Yu. Kozhevn. — *1*, *4*, Л, *д*; *B. nana* L. subsp. *exilis* (Sukacz.) Hult. — *1—12*, Д, *г*; *B. fruticosa* Pall. — *1*, 2, И, *е*; *B. divaricata* Ledeb. — *1—3*, И, *е*; *Alnus fruticosa* Rupr. — *1—7*, В, *д*; *A. fruticosa* subsp. *kamtschatica* (Regel) Yu. Kozhevn. — *1?*, 2, *3?*, *6*, И, *з*.

Polygonaceae: *Koenigia islandica* L. — *1—12*, Б, *г*; *Rumex acetosa* L. subsp. *lapponicus* Hiit. — *10*, В, *д*; *R. acetosa* subsp. *pseudoxyria* Tolm. — *7*, З, *д*; *R. arcticus* Trautv. — *3—12*, E, *б*; *R. graminifolius* Lamb. — *1—7*, *9—12*, В, *г*; *Oxyria digyna* (L.) Hill. — *1—12*, Б, *г*; *Polygonum bistorta* L. subsp. *ellipticum* (Willd.) Petrovsky — *3—12*, Ж, *д*; *P. laxmannii* Lepech. — *1—5*, *8*, *11*, И, *е*; *P. tripterocarpum* Gray — *1—12*, И, *г*; *P. viviparum* L. — *1—12*, Б, *г*.

Portulacaceae: *Claytonia acutifolia* Pall. — *1—12*, Д, *г*; *C. arctica* Adams — *3—5*, *7—8*, *10*, И, *г*; *C. tuberosa* Pall. — *5*, *10*, *11*, Ж, *г*; *Montia fontana* L. — *6*, *7*, В, *ж*.

Caryophyllaceae: *Stellaria calycantha* (Ledeb.) Bong. subsp. *pilosella* Yu. Kozhevn. — *1*, Л, *д*; *S. ciliatosepala* Trautv. — *1—12*, Б, *д*; *S. crassipes* Hult. — *5*, *9*, *12*, Б, *б*; *S. crassifolia* Ehrh. — *3—7*, *9*, *11*, *12*, Б, *е*; *S. edwardsii* R. Br. — *3—9*, *11*, *12*, Б, *д*; *S. eschscholtziana* Fenzl — *1*, И, *е*; *S. fischerana* Sér. — *1—12*, И, *е*; *S. humifusa* Rottb. — *7*, *10—12*, Б, *б*; *S. laeta* Richards. — *5—12*, Д, *г*; *S. longipes* Goldie — *11*, K, *г*; *S. monantha* Hult. — *1*, *2?*, *3—7*, *9—12*, Д, *г*; *S. palustris* Retz. — *3*, Б, *з*; *S. peduncularis* Bunge — *1—10*, И, *г*; *S. irrigua* Bunge — *1*, *4—8*, *12*, Ж, *г*; *Cerastium*

arvense L. — *4*, Б, *з*; *C. alpinum* L. — *3*, Б, *г*; *C. alpinum* subsp. *beeringianum* (Cham. et Schlecht.) Yu. Kozhevn. — *2—12*, Г, *г*; *C. alpinum* subsp. *bialynickii* (Tolm.) Yu. Kozhevn. — *3—12*, Г, *д*; *C. alpinum* subsp. *caepitosum* (Malmgr.) Yu. Kozhevn. — *3*, *4*, Е, *г*; *C. alpinum* subsp. *fischeranum* (Ser.) Yu. Kozhevn. — *7*, *11*, *12*, Ж, *е*; *C. alpinum* subsp. *jenisejense* (Hult.) Yu. Kozhevn. — *3—8*, *10*, *11*, *12?*, Е, *д*; *C. maximum* L. — *5*, Е, *г*; *Sagina intermedia* Fenzl — *3—8*, *10*, *12*, Б, *б*; *Minuartia arctica* (Stev.) Aschers. et Graebn. — *1—12*, Е, *г*; *M. biflora* (L.) Schinz. et Thell. — *2—11*, Б, *г*; *M. macrocarpa* (Pursh) Ostenf. — *1—12*, Е, *г*; *M. rossii* (R. Br.) Graebn. subsp. *elegans* (Cham. et Schlecht.) Rebr. — *5—7*, Д, *г*; *M. stricta* (Sw.) Hiern. — *4*, Б, *г*; *M. verna* (L.) Hiern. — *3—5*, *7*, В, *ж*; *M. verna* subsp. *glacialis* (Fenzl) Kuv. — *1—12*, Б, *г*; *Honkenya peploides* (L.) Ehrh. subsp. *diffusa* (Hornem.) Hult. — *7*, *11*, *12*, Б, *б*; *Arenaria capillaris* Poir. — *1—8*, *10*, Ж, *ж*; *Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl — *1*, *2*, *4*, *6*, Б, *з*; *Wilhelmsia physodes* (Ser.) McNeil — *1—12*, Ж, *г*; *Silene acaulis* (L.) Jacq. — *5—7*, *10*, *11*, В, *г*; *S. repens* Patr. — *1*, *2*, *4*, *5*, *9*, В, *г*; *S. stenophylla* Ledeb. — *1—12*, И, *г*; *Lychnis sibirica* L. subsp. *samojedorum* Sambuk — *1*, *3*, *4*, З, *е*; *Melandrium affinis* J. Vahl — *1—12*, Г, *д*; *M. apetalum* (L.) Fenzl — *3—12*, Б, *г*; *M. angustiflorum* (Rupr.) Walp. subsp. *tenellum* Tolm. — *4*, *5*, И, *г*; *M. macrospermum* A. E. Pors. — *5—7*, *10*, Л, *г*; *Dianthus repens* Willd. — *1—5*, *9*, *11*, Е, *е*.

Ranunculaceae: *Caltha arctica* R. Br. — *1—12*, Б, *г*; *C. arctica* subsp. *caespitosa* (Schipcz.) Khokhr. — *3*, *5*, *8*, *9*, *11?*, *12?*. З, *а*; *C. arctica* subsp. *violacea* (Khokhr.) Yu. Kozhevn. — *7*, И, *д*; *Trollius chartosepalus* Schipcz. — *3*, *5*, И, *д*; *T. membranostylis* Hult. — *5*, *6*, И, *е*; *Delphinium brachycentrum* Ledeb. subsp. *maydellianum* (Trautv.) Jurtz. — *3*, *5*, *6*, *10*, И, *д*; *Aconitum delphinifolium* DC. subsp. *anadyrense* Worosch. — *1*, *3*, *12?*, И, *е*; *A. delphinifolium* subsp. *paradoxum* (Reich.) Hult. — *4?*, *5?*, *6—8*, *10*, *12*, К, *б*; *Anemone parviflora* Michx. — *5—7*, *10*, Д, *ж*; *A. richardsonii* Hook. — *1—12*, Д, *г*; *A. sibirica* L. — *3—12*, Ж, *г*; *Pulsatilla dahurica* (Fisch.) Spreng. — *1*, И, *е*; *P. nuttalliana* (DC.) Bercht. et Presl subsp. *multifida* (Pritzel) Aichele et Schwegler — *1*, Ж, *г*; *Oxygraphis glacialis* (Fisch.) Tolm. — *4*, *6*, *7*, *10*, Е, *г*; *Beckwithia chamissonis* (Schlecht.) Tolm. — *1—12*, К, *д*; *Batrachium trichophyllum* (Chaix) van den Bosch — *2*, *4*, *5*, *7*, *10*, *11*, Б, *г*; *Ranunculus affinis* R. Br. — *1*, *4—7*, *10*, *12*, Б, *г*; *R. gmelinii* DC. — *1*, *3—7*, *9—11*, В, *г*; *R. grayi* Britt. — *1*, *2*, *4*, *5*, *7*, *8*, *10*, *12*, Ж, *г*; *R. hyperboreus* Rottb. — *1*, *4—8*, *11*, *12*, Б, *д*; *R. lapponicus* L. — *1*, *3—5*, *10*, Б, *е*; *R. nivalis* L. — *1—12*, Б, *б*; *R. pallasii* Schlecht. — *1*, *3—7*, *9—12*, В, *б*; *R. pygmaeus* Wahlenb. — *1—12*, Б, *г*; *R. reptans* L. — *3—7*, *11*, *12*, Б, *з*; *R. sulphureus* Soland. — *3—11*, Б, *б*; *R. turneri* Greene — *5—7*, *9*, *10*, Ж, *б*; *Thalictrum alpinum* L. — *2—8*, *10*, *12*, Б, *г*.

Papaveraceae: *Papaver lapponicum* (Tolm.) Nordh. subsp. *orientale* Tolm. — *3?*, *4*, *5*, *7*, *10*, З, *б*; *P. macounii* Greene — *3—7*, *10—12*, К, *г*; *P. microcarpum* DC. — *4*, *5*, *8*, *9*, И, *г*; *P. minutiflorum* Tolm. — *1*, *7*, *10*, И, *д*; *P. paucistaminum* Tolm. et Petrovsky — *1—5*, *10*, *11*, И, *д*; *P. radicatum* Rottb. subsp. *occidentale* Lundstr. — *1—8*, *10—12*, Д, *а*; *P. uschakovii* Tolm. et Petrovsky subsp. *tichomirovii* Yu. Kozhevn. — *7*, *10*, *12*, Л, *д*.

Fumariaceae: *Corydalis arctica* Popov — *1*, *2*, *4*, *5*, *7*, *10*, Е, *г*; *C. sibirica* Pers. — *4*, И, *е*; *Dicentra peregrina* (Rudolph) Makino — *1*, *3*, *4*, *6*, *12*, И, *г*.

Brassicaceae: *Cochlearia arctica* Schlecht. — *7*, *10—12*, Б, *б*; *C. groenlandica* L. — *7*, *11*, *12*, Б, *б*; *Eutrema edwardsii* R. Br. — *1—5*, *6?*, *7*, *10*, *12*, Б, *г*; *Barbarea orthoceras* Ledeb. — *7*, Ж, *з*; *Cardamine bellidifolia* L. — *1—12*, Б, *г*; *C. digitata* Richards. — *1*, *3—7*, *9—11*, Ж, *д*; *C. hyperborea* O. E. Schulz — *1—8*, *10*, *11*, *12?*, Ж, *б*; *C. microphylla* Adams — *5*, *10* Ж, *г*; *C. pratensis* L. subsp. *angustifolia* (Hook.) O. E. Schulz — *1*, *3—12*, Б, *б*; *C. sphenophylla* Jurtz. — *7* Л, *д*; *C. victoris* N. Busch — *6*, *7*, *10*, *12* И, *д*; *Lesquerella arctica* (Wormsk.) Wats. — *4*, *7*, Е, *г*; *Draba alpina* L. — *4*, *7*, *9*, *11* Б, *г*; *D. arctica* J. Vahl — *1*, *4*, К, *б*; *D. arctogena* Ekman — *1*, *4*, *9*, *11*, Ж, *д*; *D. borealis* DC. — *3*, *5*, *7*, *8*, *10*, *11*, Ж, *е*; *D. camtschatica* Andrz. — *1—8*, *10*, Ж, *ж*; *D. cinerea* Adams — *1*, *2*, *4*, *5*, Б, *ж*; *D. eschscholtzii* Pohle — *7*, *10*, Ж, *г*; *D. fladnizensis* Wulf. — *1—7*, *9—11*, *12?*, Б, *г*; *D. groenlandica* Ekman — *1*, *2*, *4*, *5*, *9*, *11?*, Ж, *г*; *D. hirta* L. — *1—7*, *9*, *10*, *12*, Б, *г*; *D. juvenilis* Kom. — *1*, *4—7*, *9*, *10*, *12*,

И, *г*; *D. lactea* Adams — *1, 3—8, 10—12*, Б, *г*; *D. lactea* subsp. *pseudopilosa* (Pohle) Yu. Kozhevn. — *4, 5, 7, 10—12*, Ж, *д*; *D. lonchocarpa* Rydb. — *5—7, 10*, Ж, *г*; *D. longipes* Raup — *10*, Ж, *г*; *D. macrocarpa* Adams — *7*, Б, *б*; *D. oblongata* R. Br. — *7, 11*, Б, *а*; *D. nemorosa* L. — *7*, Б, *з*; *D. nivalis* Liljebl. — *1—12*, Б, *г*; *D. ochroleuca* Bunge — *5, 7*, З; *г*; *D. pilosa* DC. — *4, 5, 7, 10, 11*, Е, *д*; *D. pilosa* subsp. *barbata* (Pohle) Yu. Kozhevn. — *7, 11*, И, *д*; *D. stenopetala* Trautv. — *4—7, 10, 12*, К, *г*; *D. subcapitata* Simm. — *4—7*, Б, *б*; *Smelowskia calycina* (Steph.) C. A. Mey. subsp. *integrifolia* (Seem.) Hult. — *4, 5, 8, 10, 11*, К, *г*; *Descurainia sophioides* (Fisch.) O. E. Schulz — *1, 4, 5, 7, 8*, Е, *д*; *Arabidopsis bursifolia* (DC.) Botsch. — *5*, Ж, *з*; *Arabis petraea* (L.) Lam. subsp. *umbrosa* (Turcz.) Tolm. — *1—7, 9—12*, И, *г*; *Erysimum pallasii* (Pursh) Fern. — *1—5, 7—11*, Д, *г*; *Braya purpurascens* (R. Br.) Bunge — *7*, Б, *г*; *Ermania parryoides* (Cham.) Botsch. — *1—8, 10*, И, *г*; *Parrya nudicaulis* (L.) Regel — *1—12*, Е, *г*.

Crassulaceae: *Sedum rosea* (L.) Scop. — *3—8, 10, 12*, Б, *г*; *S. rosea* subsp. *integrifolium* (Raf.) Hult. — *4, 5, 7, 10*, Д, *г*.

Saxifragaceae: *Saxifraga bracteata* D. Don — *11*, Ж, *е*; *S. bronchialis* L. subsp. *funstonii* (Small) Hult. — *1—12*, Е, *г*; *S. caespitosa* L. — *4—7, 10, 12*, Б, *г*; *S. calycina* Sternb. — *5, 7, 10*, Ж, *д*; *S. cernua* L. — *1—12*, Б, *г*; *S. eschscholtzii* Sternb. — *3—5, 7, 8, 10, 11*, К, *г*; *S. flagellaris* Willd. ex Sternb. subsp. *setigera* (Pursh) Tolm. — *6, 7, 10*, Ж, *г*; *S. foliolosa* R. Br. — *1—12*, Б, *г*; *S. hirculus* L. — *1—12*, Б, *г*; *S. hieracifolia* Waldst. et Kit. — *3—11*, Б, *г*; *S. hieracifolia* subsp. *czukczorum* Chrtek. et Soják — *4, 5, 7, 8, 10—12*, Л, *г*; *S. hyperborea* R. Br. — *1, 3—12*, Б, *а*; *S. nelsoniana* D. Don — *1—12*, Ж, *г*; *S. nelsoniana* subsp. *porsildiana* (Calder et Savile) Hult. — *3—12*, К, *г*; *S. nivalis* L. — *1—12*, Б, *г*; *S. oppositifolia* L. — *4, 5, 7, 10, 11*, Б, *г*; *S. punctata* L. — *1—8*, И, *г*; *S. radiata* Small — *7, 12*, Ж, *б*; *S. redofskyi* Adams — *12*, И, *з*; *S. rivularis* L. — *7, 11, 12*, Б, *б*; *S. serpyllifolia* Pursh — *3, 5, 7, 8, 10*, Ж, *г*; *S. vicaria* Sipl. — *3—8, 10*, Ж, *г*; *Chrysosplenium alternifolium* L. subsp. *tetrandrum* (Lund.) Hult. — *3—7, 9, 10, 12*, Б, *д*; *C. wrightii* Franch. et Savat. — *3, 5—7, 10, 11*, К, *г*; *Parnassia kotzebuei* Cham. et Schlecht. — *1—12*, Д, *г*; *P. palustris* L. — *3—5*, Б, *е*.

Grossulariaceae: *Ribes triste* Pall. — *1—8*, Д, *е*.

Rosaceae: *Spiraea beauverdiana* (Schneid.) Rydb. — *1—11*, Ж, *е*; *Rubus chamaemorus* L. — *1—12*, Б, *е*; *R. arcticus* L. — *1—12*, Б, *е*; *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz — *1—10, 12*, Г, *е*; *Comarum palustre* L. — *1, 3—10, 12*, Б, *е*; *Potentilla anachoretica* Soják — *3—6*, Л, *г*; *P. arenosa* (Turcz.) Juz. — *1—5, 7?, 9, 11*, Ж, *е*; *P. biflora* Willd. — *5—7, 10*, Е, *г*; *P. egedii* Wormsk. — *7, 12*, Б, *е*; *P. elegans* Cham. et Schlecht. — *1, 2, 4—8, 10—12*, Е, *г*; *P. gelida* A. Mey. subsp. *hyparctica* (Malte) Yu. Kozhevn. — *1—12*, Б, *г*; *P. fragiformis* Willd. ex Schlecht. — *7, 11, 12*, И, *е*; *P. nivea* L. — *1—12*, Б, *г*; *P. nivea* subsp. *hookerana* (Lehm.) Hiit. — *1, 3, 4, 6, 7*, Ж, *г*; *P. pulviniformis* Khokhr. — *4*, Л, *г*; *P. stipularis* L. — *1, 3—5, 7, 9*, Ж, *е*; *P. uniflora* Ledeb. — *1—12*, Ж, *г*; *P. uniflora* subsp. *vahliana* (Lehm.) Yu. Kozhevn. — *1, 3—5, 6?, 7—10*, Д, *б*; *Novosieversia glacialis* (Adams) Bolle — *1—11*, Е, *б*; *Acomastylis rossii* (R. Br.) Greene — *5, 7, 10*, Ж, *г*; *Dryas grandis* Juz. — *1, 7*, И, *г*; *D. integrifolia* Vahl — *1, 4, 5, 7*, Д, *г*; *D. integrifolia* subsp. *crenulata* (Juz.) Yu. Kozhevn. — *1, 3, 4, 7*, И, *г*; *D. octopetala* L. — *1, 3—11*, Б, *г*; *D. octopetala* subsp. *ajanensis* (Juz.) Hult. — *1—12*, З, *г*; *D. octopetala* subsp. *punctata* (Juz.) Hult. — *1—12*, Б, *г*; *D. octopetala* subsp. *viscida* (Hult.) Yu. Kozhevn. — *1—12*, Б, *г*; *Rosa acicularis* Lindl. — *1—5*, Б, *е*; *Sanguisorba officinalis* L. — *3—6, 8, 10*, Б, *з*; *Sibbaldia procumbens* L. — *5, 7, 8*, Б, *г*.

Fabaceae: *Hedysarum hedysaroides* (L.) Schinz et Thell. subsp. *tschuktschorum* Jurtz. — *1—12*, Л, *г*; *Astragalus alpinus* L. — *1—12*, Б, *г*; *A. frigidus* (L.) Gray — *3—7, 9, 10*, А, *г*; *A. norvegicus* Web. — *7, 12*, А, *г*; *A. inopinatus* Boriss. — *1?, 4*, И, *е*; *A. schelichovii* Turcz. — *1—3*, И, *е*; *A. sealei* Lepage — *7*, К, *г*; *A. tugarinovii* N. Basil. — *1—7, 10*, И, *г*; *A. umbellatus* Bunge — *2—7, 9—12*, Е, *г*; *Oxytropis adamsiana* (Trautv.) Jurtz. subsp. *vassilczenkoi* (Jurtz.) Yu. Kozhevn. — *1—12*, И, *ж*; *O. campestris* (L.) DC. — *1, 3, 4*, Б, *ж*; *O. ajanensis* Reg. et Til. — *4*, И, *г*; *O. maydelliana* Trautv. — *1—12*, Д, *г*; *O. mertensiana* Turcz. — *1, 3—12*, Ж, *д*; *O. middendorffii* Trautv. — *1, 2, 4, 5, 7—9*, Ж, *ж*; *O. nigrescens* (Pall.) Fisch. subsp. *bryophila* (Greene)

Hult. — *1—12*, К, *г*; *O. nigrescens* subsp. *pygmaea* (Pall.) Hult. — *5*, Л, *б*; *O. wrangelii* Jurtz. — *3*, *9*, Л, *а*; *Lathyrus japonicus* Willd. subsp. *pubescens* Korobkov — *7*, *12*, В, *е*.

Callitrichaceae: *Callitriche verna* L. — *3*, *5*, *8*, А, *е*.

Violaceae: *Viola epipsila* Ledeb. subsp. *repens* (Turcz.) Becker — *3—12*, Ж, *г*.

Onagraceae: *Chamaerrion angustifolium* (L.) Holub — *1—8*, *10*, *12*, Г, *г*; *C. latifolium* (L.) Holub — *1—12*, Е, *е*; *Epilobium anagallidifolium* Lam. — *5—7*, *12*, Б, *г*; *E. davuricum* Fisch. — *4*, *5*, *7*, *8*, Б, *д*; *E. palustre* L. — *4—6*, *—12*, Б, *е*.

Hippuridaceae: *Hippuris tetraphylla* L. — *7*, *11*, *12*, В, *е*; *H. vulgaris* L. — *1—12*, Б, *е*.

Apiaceae: *Bupleurum triradiatum* Adams ex Hoffm. subsp. *arcticum* (Regel) Hult. — *3—5*, *7*, *9*, *11*, Ж, *г*; *Tilingia ajanensis* Regel et Til. — *7*, *12*, И, *ж*; *Cnidium cnidiifolium* (Turcz.) Schischk. — *4*, *5*, Ж, *ж*; *Coelopleurum gmelinii* (DC.) Ledeb. — *7*, Д, *е*; *Pachypleurum alpinum* Ledeb. — *5—7*, *9*, *11*, И, *г*; *Podistera macounii* (Coult. et Rose) Math. et Const. — *7*, И, *з*.

Empetraceae: *Empetrum nigrum* L. — *1—12*, Б, *е*.

Pyrolaceae: *Pyrola rotundifolia* L. — *1*, *2*, *4—7*, *9—12*, Б, *д*; *P. rotundifolia* subsp. *incarnata* (Fisch.) Kryl. — *1—12*, Г, *ж*; *P. minor* L. — *2*, *5*, *6*, *7?*, *10*, *12?*, Б, *з*; *Orthilia secunda* (L.) House subsp. *obtusata* (Turcz.) Böcher — *1—5*, *7*, *8*, *10*, Г, *е*.

Ericaceae: *Ledum palustre* Pall. subsp. *decumbens* (Ait.) Hult. — *1—12*, Г, *г*; *Rhododendron* (L.) House *camtschaticum* Pall. subsp. *glandulosum* (Standl.) Hult. — *3—12*, Ж, *г*; *R. lapponicum* Adams subsp. *parvifolium* (Adams) Yu. Kozhevn. — *1—8*, *10*, *12*, Д, *ж*; *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. — *1—3*, *5—8*, *10*, *12*, Б, *г*; *Phyllodoce caerulea* (L.) Bab. — *4*, *7*, *8*, В, *г*; *Cassiope ericoides* (Pall.) D. Don — *3*, *6*, И, *г*; *C. tetragona* (L.) D. Don — *1—12*, Б, *г*; *Andromeda polifolia* L. — *1—12*, Б, *е*; *Arctous alpina* (L.) Niedenzu — *1—12*, Б, *г*; *A. erythrocarpa* Small — *1*, *3—5*, Д, *г*; *Vaccinium uliginosum* L. subsp. *microphyllum* Lange — *1—12*, Б, *ж*; *V. vitis-idaea* L. subsp. *minus* (Lodd.) Hult. — *1—12*, Б, *г*; *Oxycoccus microcarpus* Turcz. — *1*, *2*, Б, *е*.

Diapensiaceae: *Diapensia lapponica* L. subsp. *obovata* (F. Schmidt) Hult. — *1—12*, Ж, *г*.

Primulaceae: *Primula borealis* Duby — *7*, Г, *г*; *P. tschuktschorum* Kjellm. — *3—12*, Ж, *г*; *Androsace chamaejasme* Wulf. subsp. *arctisibirica* Korobkov — *3—12*, В, *г*; *A. gorodkovii* Ovcz. et Karav. subsp. *semiperennis* (Jurtz.) Yu. Kozhevn. — *5*, *10*, Л, *д*; *A. ochotensis* Willd. — *2—12*, Ж, *г*; *A. septentrionalis* L. — *1—5*, *9*, *11*, *12*, Б, *ж*; *Dodecatheon frigidum* Cham. et Schlecht. — *1*, *5*, *7*, *9*, *10*, К, *г*; *Trientalis europaea* L. subsp. *arctica* (Fisch.) Hult. — *10*, Ж, *ж*.

Plumbaginaceae: *Armeria maritima* (Mill.) Willd. subsp. *arctica* (Cham.) Hult. — *1*, *2—7*, *9—12*, Б, *д*.

Gentianaceae: *Gentiana algida* Pall. — *4—8*, *10*, *12*, Е, *г*; *G. auriculata* Pall. — *7*, И, *г*; *G. glauca* Pall. — *1—12*, Ж, *г*; *G. prostrata* Haenke — *7*, В, *г*; *G. propinqua* Richards. — *4*, *7*, Д, *ж*; *G. tenella* Rottb. — *3—5*, *7*, Б, *г*.

Polemoniaceae: *Polemonium acutiflorum* Willd. — *1—12*, В, *г*; *P. boreale* Adams — *1*, *4*, *5*, *7*, *9*, *11*, Е, *г*.

Boraginaceae: *Eritrichium aretioides* (Cham.) DC. — *1*, *4—12*, К, *г*; *E. villosum* (Ledeb.) Bunge — *3—12*, И, *г*; *Myosotis suaveolens* Waldst. et Kit. subsp. *asiatica* (Vestergr.) Yu. Kozhevn. — *1*, *2*, *4*, *5*, *7*, *9—12*, Е, *г*; *Mertensia maritima* (L.) S. F. Gray — *7*, *11*, *12*, Б, *б*.

Lamiaceae: *Dracocephalum palmatum* Steph. — *1—4*, И, *ж*; *Thymus serpyllum* L. — *4*, *7*, А, *з*.

Scrophulariaceae: *Lagotis glauca* Gaertn. subsp. *minor* (Willd.) Hult. — *4—8*, *10—12*, Ж, *е*; *Castilleja elegans* Malte — *10*, К, *г*; *C. pallida* (L.) Kunth — *4—6*, И, *ж*; *Pedicularis amoena* Adams — *1*, *2—5*, *7*, И, *ж*; *P. capitata* Adams — *1—12*, Г, *г*; *P. labradorica* Wirsing — *1—8*, Г, *е*; *P. lanata* Cham. et Schlecht. — *1—12*, Д, *г*; *P. langsdorffii* Fisch. — *2—12*, Д, *г*; *P. lapponica* L. — *1—12*, Б, *г*; *P. oederi* M. Vahl — *3—12*, В, *г*; *P. parviflora* Y. Smith subsp. *pennellii* (Hult.) Hult. — *1—12*, Е, *г*; *P. sudetica* Willd. subsp. *albolabiata* Hult. — *1—5*, *7—12*, Д, *б*; *P. sudetica* subsp.

interioroides Hult. — *3, 4, 6, 7, 10*, Ж, *г*; *P. sudetica* subsp. *pacifica* Hult. — *3—12*, Ж, *г*; *P. verticillata* L. — *3—12*, Е, *г*; *P. villosa* Ledeb. — *1, 4, 6?, 7, 9, 10*, И, *д*.

Orobanchaceae: *Boschniakia rossica* (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch. — *2, 3*, Е, *г*.

Lentibulariaceae: *Pinguicula spathulata* Ledeb. — *1—6*, И, *е*; *P. villosa* L. — *1, 4*, Б, *ж*; *Utricularia minor* L. — *1, 4, 6*, Б, *з*; *U. vulgaris* L. — *4*, Б, *з*.

Rubiaceae: *Galium boreale* L. — *1, 3—12*, Б, *з*.

Caprifoliaceae: *Linnaea borealis* L. — *2—5, 7, 8, 10, 12*, В, *з*.

Valerianaceae: *Valeriana capitata* Pall. — *1—12*, В, *г*.

Campanulaceae: *Campanula lasiocarpa* Cham. — *7*, Ж, *г*; *C. uniflora* L. — *1, 3—7, 10, 12*, Д, *г*.

Asteraceae: *Aster alpinus* L. — *1, 2, 4, 5*, В, *г*; *A. sibiricus* L. — *1—12*, Б, *е*; *Erigeron compositus* Pursh — *4*, К, *г*; *E. humilis* Graham — *1—7, 9, 10, 12*, Д, *г*; *E. komarovii* Botsch. — *3—5, 7, 11*, И, *г*; *E. acris* L. — *1, 3*, А, *з*; *Antennaria dioiciformis* Kom. subsp. *paucicapitata* Yu. Kozhevn. — *3—8*, И, *б*; *A. friesiana* (Trautv.) Ekman — *1—12*, Д, *д*; *A. monocephala* DC. subsp. *angustata* (Greene) Hult. — *1, 5, 7—12*, Д, *д*; *A. villifera* Boriss. — *1, 3—10*, З, *д*; *Tripleurospermum hookeri* Sch. Bip. — *11*, Б, *а*; *Tanacetum bipinnatum* L. — *4, 9, 11*, Е, *д*; *Dendranthema hultenii* (Löve et Löve) Tzvel. — *7, 11, 12*, Б, *б*; *Artemisia arctica* Less. — *1—12*, Ж, *г*; *A. arctisibirica* Korobkov. — *4*, И, *г*; *A. borealis* Pall — *1—8, 10—12*, Г, *г*; *A. furcata* Bieb. — *1—12*, Е, *г*; *A. glomerata* Ledeb. — *1—12*, Ж, *г*; *A. globularia* Bess. — *4—8, 10, 11*, Ж, *г*; *A. kruhsiana* Bess. — *1—5, 8*, И, *ж*; *A. tilesii* Ledeb. — *1—12*, Е, *ж*; *Petasites frigidus* (L.) Fries — *1—12*, В, *ж*; *P. glacialis* (Ledeb.) Polun. — *1—12*, И, *г*; *Arnica frigida* C. A. Mey. — *1—12*, К, *г*; *A. iljinii* (Maguire) Iljin — *1, 3—5, 7, 9, 10*, И, *ж*; *Senecio atropurpureus* (Ledeb.) Fedtsch. — *1—12*, Е, *г*; *S. congestus* (R. Br.) DC. — *1, 3—9*, Б, *г*; *S. frigidus* (Richards.) Hook. — *1—8, 10—12*, Ж, *б*; *S. integrifolius* (L.) Clairv. — *4*, А, *з*; *S. kjellmanii* Pors. — *1—8, 10—12*, К, *г*; *S. pseudoarnica* Less. — *7, 12*, Е, *ж*; *S. resedifolius* Less. — *3—8, 10, 11*, Е, *г*; *S. tundricola* Tolm. — *1—11*, Е, *г*; *Saussurea angustifolia* (Willd.) DC. — *9, 11*, К, *г*; *S. nuda* Ledeb.*3, 6*, Ж, *г*; *S. tilesii* Ledeb. — *1—12*, З, *б*; *Crepis chrysantha* (Ledeb.) Turcz. — *6, 7, 9, 10*, З, *г*; *C. nana* Richards. — *1—8, 10*, Д, *г*; *Taraxacum albescens* Dahlst. — *5, 7, 9—12*, К, *г*; *T. alascanum* Rydb. — *4, 5, 7—12*, Ж, *г*; *T. arcticum* Dahlst. — *5, 7*, В, *а*; *T. ceratophorum* (Ledeb.) DC. — *1—12*, Б, *г*; *T. lateritium* Dahlst. — *4—6, 9—12*, Е, *а*; *T. macilentum* Dahlst. — *4, 7*, Г, *д*; *T. sibiricum* (Trautv.) Dahlst. — *2—12*, Ж, *г*; *T. soczavae* Tzvel. — *5, 7*, И, *г*.

Общее число видов — 491. Некоторые из них включают более одного подвида. Флористическая общность районов (см. таблицу) колеблется от 154 до 333 видов, а коэффициент сходства по Жаккару от 45 до 77 %. При соответствующих объемах флор общность районов нужно признать очень высокой. Коэффициент Жаккара не имеет проверки на достоверность сходства-различия, но можно исходить из того, что его значения менее 50 % свидетельствуют более о различии, чем о сходстве, а более 50 % — показывают степень сходства. С этой точки зрения, только 1-й и 2-й районы (самые континентальные) более отличны, чем сходны, от 11-го и 12-го районов (самых океанических). Максимально сходными оказались не только смежные районы бассейна р. Амгуэмы, продолжающие друг друга, но и районы, не контактирующие один с другим и расположенные в различных геоморфологических, а отсюда и общеприродных условиях. Так, Верхне-Канчаланский р-н (6) наиболее близок Верхне-Амгуэмскому (3) (причем это самая высокая общность в сравниваемой совокупности), хотя они разделены обширной горной системой хребта Искатень. Верхне-Канчаланский р-н (6) более сходен со Средне-Амгуэмским (5) и Сеутаканским (10) районами, отделенными от него тем же хребтом, чем с районом, включающим этот хребет. Между собой Средне-Амгуэмский и Сеутаканский районы столь же сходны. Большое сходство Экитыкско-Амгуэмского р-на (4) со Средне-Амгуэмским р-ном весьма контрастирует со сходством прилегающего ко второму (5) с севера Ванкаремского (9) р-на (несмотря на наличие в нем тех же типов местообитаний, но в разных типах ландшафта), т. е. сходство Средне-Амгуэмского р-на с Ванкаремским существенно меньше.

Величины флористического сходства по коэффициенту Жаккара (%) (выше диагонали) и числа общих видов (ниже диагонали) сравниваемых районов

Номер района	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1		68	65	63	59	56	51	55	53	54	47	47
2	197		60	53	52	57	62	60	53	54	50	45
3	231	198		70	70	77	58	63	56	60	53	54
4	257	207	284		76	61	64	60	54	63	54	53
5	243	222	283	333		70	72	63	52	70	57	56
6	207	188	237	261	275		64	63	58	71	57	62
7	229	195	250	303	321	271		57	51	70	60	61
8	185	171	209	233	241	210	232		57	65	60	60
9	178	167	186	212	217	194	211	177		61	70	60
10	206	182	238	265	277	352	287	218	202		63	63
11	174	159	201	225	223	203	248	191	200	219		67
12	177	154	198	222	227	215	241	185	183	219	210	

Сопоставляя полученные значения коэффициента Жаккара с таковыми для юго-восточной Чукотки (Секретарева, 1993) и для юго-западной Чукотки (Коробков, Секретарева, 1997), можно сделать аналогичный вывод: флоры отдельных частей средней Чукотки очень сходны между собой и развивались как одно целое. Этот вывод особенно интересен тем, что сравниваемые районы, как и локальные флоры хребта Пекульней (Коробков, Секретарева, 1997), находятся в различных подзональных условиях. На средней Чукотке в рамках данной работы проходит рубеж между южными и типичными тундрами,[1] а на хребте Пекульней — граница подзоны крупных стлаников или, что то же самое, северо-восточной лесотундры. Таким образом, флористическая дифференциация не соответствует ботанико-географической, что отмечалось нами также на Западном Таймыре, на Полярном Урале и на западе Джунгарии.

Флористическое деление территории обычно основывается на совокупности дифференциальных видов, т. е. эндемиках, реликтовых видах, находящихся в отрыве от области их сплошного распространения, и границах ареалов видов. В некоторых районах наблюдается концентрация таких видов, в связи с чем такие районы и считаются граничными или чаще всего переходными между соседними территориями. Однако дифференциальные виды представляют лишь незначительную часть флоры. Подавляющее большинство видов являются общими для смежных территорий, различающихся в той или иной мере по дифференциальным видам. Потому сопоставляемые по различным коэффициентам целые флоры оказываются более сходными, чем различными, даже для различных подзон и зон, т. е. территорий с броскими различиями геоботанического характера. В этом отражается история растительного покрова, в которой геоботанические изменения происходят с большей скоростью, чем флористические.

Основание Чукотского п-ова, включающее бассейн р. Амгуэмы и хребет Искатень, рассматривается как переходная территория в ранге округа между континентальной (материковой) и океанической (полуостровной) Чукоткой (Юрцев, 1974; Юрцев и др., 1979). Вопрос состоит в проведении границ этого округа независимо от того, включать этот округ в какую-либо смежную подпровинцию или принимать его как

[1] К южным тундрам относятся районы 1 и 2. В районе 3 только его западная часть имеет столь значительные включения южно-тундровой растительности, что может рассматриваться как переходная по типу растительного покрова. На востоке Амгуэмо-Куветского массива южные тундры распространены до высоты 520 м над ур. м. в верховьях Чантальвеергына и почти до 420 м в верховьях Амгуэмы (Вульвывеем). Подробности см.: Кожевников (1989а, б; 1993а; 1998).

автономное образование. Полевые исследования убеждают в том, что черты переходности характеризуют не только сам переходный округ, но и его границы при любом их понимании в рамках рассматриваемой территории. Различие устанавливается лишь в том случае, если сравниваются весьма отдаленные территории, да и то не всегда. Приморские равнинные территории средней Чукотки, хотя и очень различны в климатическом отношении, имеют высокое флористическое сходство (67 %), т. е. почти равное сходству между собой наиболее континентальных районов. Можно было бы предположить, что сходство приморских равнин обусловлено спецификой местообитаний, в частности засолением. Однако облигатных галофитов на рассматриваемой территории всего 20 видов, и они имеют ощутимый вес только в крайне бедных флорах северных пунктов. Если же сопоставлять флоры Крестовского (12) и Искатеньского (7) районов, в обоих из которых имеются засоленные побережья и которые являются смежными, то их сходство меньше, чем 12-го района с Приморско-Чукотским (11). Различие происходит за счет большего флористического богатства Искатеньского горного района.

По соотношениям видов с преимущественно западным и преимущественно восточным распространением относительно средней Чукотки с учетом максимальной концентрации дифференциальных видов была установлена флористическая граница между континентальной и океанической Чукоткой (Кожевников, 1978), к востоку от которой расположен Сеутаканский р-н (10), где практически отсутствуют континентальные дифференциальные виды. Однако общефлористическое сравнение (см. таблицу) показывает, что этот район имеет высокое сходство со Средне-Амгуэмским (5), Искатеньским (7) и даже Верхне-Канчаланским (6) районами. Таким образом, сравнение по коэффициенту Жаккара существование границы не подтверждает. Другие количественные методы с использованием полных объемов местных флор дали иные, неоднозначные результаты (Кожевников, 1996). В соответствии с интерпретацией уравнения Престона вся совокупность местных флор средней Чукотки принадлежит одной генеральной флоре, т. е. развивалась как одно целое, что совершенно естественно, поскольку на этой территории нет крупных физико-географических преград. По значению уравнения Престона, определенному авторами «Флоры Путорана» (1982) как флористический критерий ранга округа, переходный округ на средней Чукотке не выделяется. Использование коэффициента Стугрена-Радулеску в модификации Тамарина и Шмидта дает более адекватный природной ситуации результат, неплохо согласующийся с ботанико-географической границей между континентальной и океанической Чукоткой, однако и в этом случае требуются многие оговорки и возникают двусмыслия.

Объективный флористический анализ, как операция множества, требует количественных приемов. И здесь встает проблема адекватности различных приемов, поскольку они дают различные результаты и соответственно несходные интерпретации. Эта проблема требует специального изучения. Другая проблема флористического деления территорий заключается в решении вопроса: опираться ли при сопоставлении флор на весь состав видов[2] или же использовать только дифференциальные виды. Данные по средней Чукотке свидетельствуют, что в первом случае не выявляются границы, которые могут быть установлены при втором подходе. Различие этих подходов связано с разными рангами территориального деления флор. Как показывает таблица, нет никаких оснований для проведения флористических границ на средней Чукотке по всему составу флор (заметим, что это уже обобщенные, ландшафтные флоры). Однако значительное число дифференциальных видов на этой территории все же позволяет установить такую границу. Естественно, что ее ранг не может быть выше районного.

Во флоре средней Чукотки наиболее многочисленной географической группой являются арктоальпийские виды (238 видов). За ними следуют циркумполярные виды (176). Большое преобладание арктоальпийцев свидетельствует о более интенсивных

---

[2] К этому добавляется таксономическая проблема — отношение исследователя к статусу вида.

миграциях в прошлом в долготном направлении, чем в широтном. Группу арктоальпийцев составляют представители различных долготных групп, из которых больше циркумполярных видов (80). За ними следуют восточносибирско-западноамериканские виды (45). Группы восточносибирско-американских и сибирско-западноамериканских арктоальпийцев включают по 27 видов. Восточносибирских арктоальпийцев насчитывается 22 вида. К этой группе можно приплюсовать чукотские виды (13), среди которых только 6 видов можно рассматривать как арктоальпийские, тогда как 5 видов следует принимать скорее за субарктические. Среди чукотско-западноамериканских видов (20) 16 относятся к арктоальпийцам. Соотношение арктоальпийцев с американской частью ареала и сугубо азиатских видов (174 : 33) свидетельствует о преимущественном формировании флоры средней Чукотки в позднем плейстоцене, когда существовала Берингия. В циркумполярной группе после доминирующих арктоальпийцев следует аркто-субарктическая группа (32 вида), затем субаркто-бореальная (22 вида). Циркумполярных бореальных видов насчитывается 18, тогда как сугубо арктических только 8. Среди прочих долготных групп выделяются восточносибирско-западноамериканская (81 вид) и восточносибирская (82 вида). При этом если в первой абсолютно преобладают арктоальпийцы, то во второй арктоальпийцев немного больше (27), чем субаркто-бореальных видов (24). Различные долготные группы включают виды разных широтных групп и наоборот, так что многие географические элементы в целом состоят всего из нескольких видов (1—8).

Главная закономерность — значительное преобладание среди долготных групп циркумполярной, а среди широтных групп — арктоальпийской и распределение типа рассеяния прочих групп по этим двум характеризует как всю флору средней Чукотки, так и флоры всех выделенных ландшафтных районов. Именно эти виды создают ту массу, которая является общей для разных флор, и на фоне которой наблюдается дифференциация флор. Относительно общей массы видов дифференциация является весьма слабой, что и подтверждает использование множественных коэффициентов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дервиз-Соколова Т. Г. Флора крайнего востока Чукотского полуострова (поселок Уэлен—мыс Дежнева) // Растения севера Сибири и Дальнего востока. М.; Л., 1966. С. 80—107.

Катенин А. Е., Секретарева Н. А. Положение южной части Чукотского полуострова в системе флористического районирования Чукотки // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 11. С. 66—81.

Кожевников Ю. П. Флористическое районирование основания Чукотского полуострова // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 1. С. 20—35.

Кожевников Ю. П. Флора основания Чукотского полуострова. М., 1979а. Деп. ВИНИТИ 1979а. № 1154—79. 240 с.

Кожевников Ю. П. Эколого-флористический анализ средней Чукотки. М., 1979б. Деп. ВИНИТИ 1979б. Ч. 2. № 1844—79. 195 с.; Ч. 3. № 1845—79. 229 с.

Кожевников Ю. П. Геосистемные аспекты растительного покрова Чукотки. Владивосток, 1989а. 305 с.

Кожевников Ю. П. География растительности Чукотки. Л., 1989б. 176 с.

Кожевников Ю. П. Сосудистые растения окрестностей озера Эльгыгытгын // Природа впадины озера Эльгыгытгын. Магадан, 1993а. С. 62—82.

Кожевников Ю. П. Геосистемы и их растительный покров в бассейне Амгуэмы (Чукотка) // Геосистемы северных регионов. Ч. 1. М., 1993б. Деп. ВИНИТИ 1993б. № 1248—В93. С. 3—143.

Кожевников Ю. П. Растительный покров северной Азии в исторической перспективе. СПб., 1996. 393 с.

Кожевников Ю. П. Дифференциация растительного покрова в бассейне реки Амгуэмы (Чукотка) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 6. С. 90—101.

Коробков А. А., Секретарева Н. А. Флора хребта Пекульней (южная Чукотка) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 4. С. 81—101.

Кучеров И. Б. Дополнения и уточнения к списку локальной флоры окрестностей Амгуэмского моста (Чукотский полуостров) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 2. С. 126—134.

Петровский В. В., Плиева Т. В. К флоре восточной части Чукотского нагорья // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 11. С. 1509—1521.

Петровский В. В., Плиева Т. В. О флоре Чукотского полуострова // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 10. С19—32.

Секретарева Н. А. Сравнительная характеристика флор окрестностей бухты Пенкигней и близлежащих территорий (Чукотский полуостров) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 6. С. 361—363.

Тихомиров Б. А., Гаврилюк В. А. К флоре беринговского побережья Чукотского полуострова // Растения севера Сибири и Дальнего Востока. М.; Л., 1966. С. 58—79.

Флора Путорана / Под ред. Л. И. Малышева. Новосибирск, 1976. 288 с.

Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии. Л., 1974. 169 с.

Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А. и др. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 5. С. 111—122; Вып. 6. С. 74—83.

Юрцев Б. А., Катенин А. Е., Резванова Г. С. Три локальных флоры карбонатных ландшафтов на северо-востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1994а. Т. 79. № 1. С. 34—46.

Юрцев Б. А., Катенин А. Е., Резванова Г. С. Сравнительный анализ трех локальных флор на северо-востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1994б. Т. 79. № 4. С. 1—12.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 9 X 1998

SUMMARY

A list of 491 vascular plant species is given for 12 landscape regions in the middle Chukotka. Zhakkar coefficient is used for floristic comparison of these regions. All regions have more similarities than differences though many have a certain number of differential species. For the whole territory and separate regions, arctoalpine and circumpolar plants are main geographical groups. Prevalence of the first group over the second one indicates more intensive migrations in longitudinal direction than in latitudinal one. In each region a great number of arctoalpine and circumpolar species correspond to floristic similarity of regions and can be interpreted as a regional (not subprovincial) rank in dividing continental and oceanic Chukotka.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.553 : 582.26(265.53)

© Л. П. Перестенко

ЛИТОРАЛЬНЫЕ ФИТОЦЕНОЗЫ КОМАНДОРСКИХ ОСТРОВОВ

L. P. PERESTENKO. LITTORAL PHYTOCOENOSES OF KOMMANDER ISLANDS

Описана структура литоральной растительности Командорских о-вов по материалам гидробиологической экспедиции Лаборатории хорологии Института биологии моря Дальневосточного центра АН СССР 1972 г. Выделено 49 литоральных фитоценозов, слагаемых 88 видами красных, бурых, зеленых водорослей.

Ключевые слова: Командорские о-ва, литораль, сублитораль, фитоценозы.

Первое научное исследование Командорских о-вов относится к 1741 и 1742 гг. Во время вынужденной зимовки команды пакетбота «Св. Петр» (в плавании Беринга и Чирикова к берегам Северной Америки) на о-ве Беринга было сделано много ценных наблюдений, особенно по биологии прибрежных вод. В течение XVIII в. Командорские о-ва регулярно посещались русскими промышленниками, привлеченными пушными богатствами Командорских и Алеутских островов. Через Командорские о-ва пролегали маршруты промысловых и ряда правительственных географических экспедиций. В XIX в. на Командорских о-вах водоросли собирали разные лица, по службе бывавшие здесь (Зинова, 1940). Наиболее полные сведения о водорослях мы находим у F. Kjellman (1889), посетившего о-в Беринга в 1876 г. на судне «Vega» в экспедиции А. Э. Норденшельда. Спустя полвека растительность и флора Командорских о-вов была описана двумя исследователями: сотрудником Тихоокеанского института рыбного хозяйства Е. А. Кардаковой-Преженцовой (1938), работавшей на о-ве Беринга в 1929—1932 гг., и сотрудником Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР Е. С. Зиновой (1940), обработавшей все имеющиеся коллекции (включая коллекцию сотрудника Зоологического института АН СССР Е. Ф. Гурьяновой, составленную ею в 1930 и 1931 гг.). В 1964 и 1972 гг. литоральные сообщества на Командорских о-вах изучались зоологами Института биологии моря Дальневосточного центра АН СССР. Исследователями была дана общая картина распределения доминирующих видов водорослей по горизонтам литорали и определены их биомассы (Тараканова, 1978; Кусакин, Иванова, 1995). В составе отряда, работавшего на Командорских о-вах в 1972 г., были альгологи — автор настоящей статьи и студентка Ленинградского государственного университета Т. А. Заходнова. Экспедиция работала на тихоокеанском побережье о-ва Беринга от мыса Тонкого до мыса Никольского и на беринговоморском побережье от мыса Буян до бухты Буян. На о-ве Медном обследование проводилось от мыса Жирового до бухты Корабельной (беринговоморское побережье) и в бухте Полуденной (на тихоокеанском побережье). Автор участвовала в работах на тихоокеанском побережье о-ва Беринга и на беринговоморском побережье о-ва Медный. Задачей альгологов было собрать водоросли и определить их таксономическую принадлежность. Определения были использованы в статье О. Г. Кусакина и М. Б. Ивановой (1995). Однако публикуемые в настоящей статье данные по распределению сообществ на литорали и их флористическому составу, полученные в результате собственных наблюдений, позволяют существенно дополнить и уточнить исследование, проведенное гидробиологами Института биологии моря. Фитоценозы выделялись по составу доминантов и субдоминантов с учетом

сопутствующих видов (Быков, 1967; Калугина-Гутник, 1975; Работнов, 1978). Вследствие существования переходов между фитоценозами и на основе имеющегося материала было трудно выделить ассоциации, поэтому во избежание ошибок мы выделили формации, понимая их как группы ассоциаций, доминанты которых являются близкими в морфологическом и экологическом отношении видами (Быков, 1967).

В статье объем видов и их номенклатура соответствуют данным, опубликованным в работах К. Л. Виноградовой (1979) и Л. П. Перестенко (1980, 1994).

Командорские о-ва представляют собой два поднятых блока на шельфовой плите, которая является вершиной подводного хребта Алеутской островной гряды. Острова испытывают сильное отепляющее влияние Тихого океана, которое сказывается на климате и гидрологии прибрежных вод. Температура воды и воздуха в районе островов имеет сравнительно небольшую амплитуду; среднегодовая температура воздуха положительна; зимы мягкие; ледовый покров, как правило, отсутствует и появляется лишь в очень холодные зимы. Температура поверхностного слоя воды зимой отрицательна, летом достигает 9—11 °С. Береговая линия Командорских о-вов плавная и не образует глубоко вдающихся в сушу бухт. Берега на границе моря и суши образуют обширные рифовые платформы, со стороны берега окаймленные галечными, каменисто-валунными, валунными россыпями и песчаными пляжами. В биономическом отношении Командорские о-ва отличаются от материкового побережья Берингова моря. Здесь нет участков побережья, изолированных от морских пространств. Берега открытые, береговой сток невелик, бухты хорошо промываются приливной волной. Разнообразие условий обитания на литорали создается в основном разнообразием грунтов, рельефа и прибойностью. Наибольшая прибойность создается на наклонных скалистых рифах мысов, на открытых отвесных скалах, мористых поверхностях крутых валунов и глыб. При прочих равных условиях прибойность уменьшается на валунных и каменистых россыпях и рифах, защищенных скалами и кекурами, и, естественно, в кутах бухт. Приливная амплитуда на Командорских о-вах не превышает 2 м, однако литораль вследствие существования обширных плоских и пологих рифов имеет большую поверхность. Эти платформы и каменисто-валунные россыпи занимают весь нижний горизонт литоральной зоны. Средний горизонт располагается на плоском рифе, на валунах и гребнях рифа и на песчаных кутовых пляжах. Верхний горизонт лишь местами и только в нижнем этаже захватывает крупные валуны на рифе. Обычно он располагается на каменистых россыпях, окаймляющих риф, и на кутовых россыпях и песчаных пляжах, лишенных растительности. И только на крутых поверхностях мысов бухт, на глыбах и отвесных скалах литоральная зона располагается полностью. Вследствие особенностей рельефа и наибольшей выравненности условий обитания наиболее обширны фитоценозы нижнего горизонта литорали. По сравнению с ними фитоценозы среднего горизонта вследствие расчлененности грунта и сокращения его поверхности из-за увеличения угла наклона значительно уменьшаются и становятся дизъюнктивными. В верхнем горизонте, представленном еще более расчлененными и зачастую непригодными грунтами, такими как песчаники и галечники, площадь, занимаемая фитоценозами, еще более сокращается и дизъюнктивность их увеличивается. В среднем горизонте, где условия обитания наиболее разнообразны, сосредоточено наибольшее число фитоценозов. В нижнем горизонте, более однообразном по условиям обитания, их меньше. В верхнем горизонте, наиболее бедном пригодными для обитания грунтами, их еще меньше.

Главной особенностью литоральной растительности Командорских о-вов, определяемой такими чертами, как сравнительно небольшая температурная амплитуда, высокая влажность, большая облачность, постоянные туманы, открытые прибойные берега, является ее сублиторальный характер. Неповторимый облик этой растительности создают ламинариевые, известковые водоросли и порфиры. Ламинариевые заселяют обширные рифовые плато нижнего горизонта, их отдельные представители расселяются в среднем горизонте. Расселение в среднем горизонте — явление

необычное для ламинариевых и характерно в дальневосточных морях только для Командорских о-вов.

В сублиторальной зоне островов распространена формация Alaria fistulosa. Между ней и литоральными формациями узким поясом простираются формации, слагаемые *Laminaria yezoensis*, *Alaria fistulosa* и *A. angusta*, *Cymathere triplicata*. Эти формации расселяются во II этаже нижнего горизонта литорали, образуя так называемый пояс «сублиторальной каймы» с характерным комплексом сопутствующих сублиторальных видов красных водорослей.

На о-ве Медном на беринговоморском побережье, открытом северо-восточным ветрам, во II этаже нижнего горизонта литорали на рифах и валунных россыпях мысов и бухт в более или менее защищенных условиях простираются фитоценозы Laminaria yezoensis и Laminaria yezoensis + Alaria fistulosa, а на валунных россыпях в бухтах развиваются фитоценозы Laminaria bongardiana и Alaria angusta + Laminaria bongardiana (пластина пальчатая, гладкая). Эти фитоценозы поднимаются в I этаж нижнего горизонта. На плоских неприбойных рифах с песком доминирует другая форма *L. bongardiana*; ее пластина имеет чепцевидную форму. Эти виды образуют также фитоценозы переходного типа, например фитоценоз Alaria fistulosa + A. angusta + Laminaria bongardiana. В прибойных открытых местообитаниях на скалистом грунте их сменяют фитоценозы Laminaria yezoensis + Alaria angusta и на валунном грунте — фитоценозы Laminaria longipes — Corallina frondescens.

На плоских рифах с валунами фитоценозы Laminaria yezoensis + Alaria fistulosa имеют богатый состав сопутствующих видов. В их числе *Thalassiophyllum clathrus*, *Halosaccion hydrophorum* на *Corallina frondescens*, *Tokidadendron kurilense*, *Pterosiphonia bipinnata*, *Palmaria marginicrassa*, *Odonthalia setacea*, *Cirrulicarpus ruprechtianum*, *Neoptilota asplenioides*, *Ptilota filicina*, *Constantinea rosa-marina*, *Porphyra variegata*, *Monostroma grevillei*, *Ulvaria splendens*, *Codium ritteri*. В отдельных фитоценозах *Corallina frondescens* становится кондоминантом. В фитоценозах Alaria angusta + Laminaria bongardiana состав сопутствующих видов в основном такой же. В более прибойных местообитаниях (на скалистой наклонной поверхности) количество сублиторальных видов увеличивается, на литорали появляются *Pleonosporium kobayashi* (на *Pterosiphonia bipinnata*), *Euthora cristata*, *Kallymeniopsis lacera*, *Mikamiella ruprechtiana*, *Turnerella mertensiana*, *Phycodrys riggii*, *Opuntiella ornata*, увеличивается количество *Odonthalia setacea*, *Pterosiphonia bipinnata*. Такой же состав сопутствующих видов имеют фитоценозы Laminaria longipes – Corallina frondescens. Но поскольку эти фитоценозы расселяются и в I этаже нижнего горизонта, все вышеперечисленные виды растут ближе к нижней границе фитоценоза, в пределах II этажа нижнего горизонта; у верхней же границы, в I этаже нижнего горизонта, появляются литоральные виды *Odonthalia annae*, *O. floccosa*, *Mazzaella cornucopiae*, *Coilodesme bulligera* и некоторые другие.

В I этаже нижнего горизонта литорали в прибойных условиях на наклонной поверхности открытых скал и валунных россыпях распространяются фитоценозы, слагаемые *Laminaria longipes* и *Alaria angusta*. На плоском рифе они сменяются фитоценозами Alaria angusta + Laminaria bongardiana, а на полузащищенных валунных россыпях открытого берега — фитоценозами Laminaria longipes + Laminaria bongardiana + Cymathere triplicata. Фитоценозы Laminaria longipes + Alaria angusta в прибойных условиях поднимаются во II этаж среднего горизонта.

Видовой состав фитоценозов, слагаемых *Laminaria longipes* и *Alaria angusta*, неоднороден. Здесь растут *Ptilota filicina*, *Palmaria stenogona*, *P. marginicrassa*, *Peyssonnelia pacifica*, виды *Corallina*, *Pterosiphonia bipinnata*, *Neorhodomela larix*, *Odonthalia floccosa*, *Ulvaria splendens*, *Acrosiphonia arcta*; при этом *Odonthalia floccosa* преобладает в синузиях Alaria angusta. В расщелинах появляются *Codium ritteri*, *Neoptilota asplenioides*. У нижней границы фитоценозов появляются *Cirrulicarpus ruprechtianum*, *Tokidadendron kurilense*, *Porphyra variegata*, *Euthora cristata*, *Opuntiella ornata*, *Kallymeniopsis lacera*, *Constantinea rosa-marina*, *Turnerella mertensiana*, *Phycodrys riggii*, *Odonthalia setacea*, *Mikamiella ruprechtiana*, *Pleonosporium*

kobayashi — типичные обитатели нижней литорали и сублиторали. В фитоценозе Alaria angusta + Laminaria bongardiana + Cymathere triplicata растут *Ulvaria splendens*, *Palmaria stenogona* и *P. marginicrassa*, *Cirrulicarpus ruprechtianum*, виды *Acrosiphonia*, *Mazzaella cornucopiae*, *Ptilota filicina*, виды *Corallina*. *Ulvaria splendens* и виды *Palmaria* преобладают. В среднем горизонте в фитоценозах Alaria angusta на валунной россыпи растут *Ptilota filicina*, виды *Palmaria* и *Corallina* (корки).

В I этаже нижнего горизонта литорали и на границе нижнего и среднего горизонтов в зависимости от условий обитания характерно доминирование красных водорослей. На границе нижнего и среднего горизонтов в бухтах на рифах с отдельными валунами, на валунах растут узкими поясами *Mazzaella cornucopiae* и *Palmaria stenogona*. На кутовых валунных россыпях *P. stenogona* и *P. marginicrassa* образуют широкий пояс, занимающий весь I этаж нижнего горизонта. Поселения обоих видов строго разграничены, *P. stenogona* растет на макушках валунов, *P. marginicrassa* — на боковых поверхностях тех же валунов. На отдельных валунах поселяются *Ulvaria splendens* и *Blidingia minima*. На камнях — *Acrosiphonia* sp., *Monostroma grevillei*, *Porphyra variegata*.[1]

На обширных плоских, защищенных от прибоя рифовых платформах на границе среднего и нижнего горизонтов литорали формируются мозаичные полидоминантные фитоценозы в основном красных водорослей: Corallina pilulifera + Mazzaella cornucopiae + Odonthalia annae + Neorhodomela oregona + Ulva fenestrata. Видовой состав их разнообразен и структура сложна. *Corallina pilulifera* образует несколько синузий. В синузии первого типа кроме *C. pilulifera* разрастаются *Mazzaella cornucopiae*, *Neodilsea* sp. и *Ulva fenestrata*. В синузию входят также *Odonthalia annae* с эпифитом *Ulvaria splendens*, *Pterosiphonia bipinnata*, *Clathromorphum loculosum*, *Mastocarpus pacificus*, *Odonthalia floccosa*. На *Corallina pilulifera* растут *Monostroma grevillei*, *Microcladia borealis*, *Protomonostroma undulatum*. В синузии второго типа состав тот же, но увеличивается количество *Odonthalia annae*, разрастается *Neorhodomela oregona*, появляются *N. larix*, *Rhodomela pinnata*. В синузии третьего типа преобладают *Ulva fenestrata* и *Odonthalia annae*. К ним примешиваются *Neodilsea* sp, *Pterosiphonia bipinnata*, *Clathromorphum loculosum*, *Corallina pilulifera*, *Mazzaella cornucopiae*, *Mastocarpus pacificus*, *Ralfsia fungiformis*. Не входя в эти синузии, здесь же растут виды бурых водорослей: *Analipus japonicus* с эпифитом *Saundersella simplex*, *Chordaria flagelliformis* и в опресненных участках *Coilodesme bulligera*. Водоросли этих фитоценозов участвуют в сложении всех других сообществ среднего горизонта литорали и заходят в I этаж нижнего горизонта. Они образуют те же синузии или синузии, измененные за счет появления или исчезновения из их состава некоторых видов. *Corallina pilulifera* участвует в сложении фитоценозов II этажа среднего горизонта защищенной литорали; *C. frondescens* расселяется преимущественно в I этаже нижнего горизонта прибойной открытой литорали. Однако оба вида образуют и смешанные поселения. На литорали Командорских о-вов преобладает *C. frondescens*. Важным элементом растительных сообществ нижнего горизонта и II этажа среднего горизонта являются корковые водоросли: *Clathromorphum loculosum* и *C. circumscriptum*.

В среднем горизонте фитоценозы образованы *Fucus evanescens*, расселяющимися из нижнего горизонта *Alaria angusta*, *Laminaria longipes*, *L. bongardiana* и красными водорослями. Видовой состав красных водорослей здесь существенно меняется, обогащается состав бурых водорослей.

Во II этаже среднего горизонта на защищенных грядами высоких скал, гребнями рифа и мысами обширных рифовых платформах с отдельными валунами и на

---

[1] Экология обоих видов *Palmaria*, близких по морфологии, ставит под сомнение видовой статус *P. marginicrassa*. В современной систематике рода *Palmaria* (а также рода *Halosaccion*) не учитываются возрастная и в полной мере экологическая изменчивость. Это затрудняет разработку видовой систематики рода и приводит к тому, что внутривидовым таксономическим категориям придается статус вида. По нашему мнению, *P. marginicrassa* есть не что иное, как экологическая форма *P. stenogona*, в которой таксономический статус приобретают также признаки возрастной изменчивости.

валунных россыпях формируются фитоценозы Fucus evanescens, Fucus evanescens – Clathromorphum loculosum, Fucus evanescens – Neorhodomela oregona – известковые водоросли. В этих фитоценозах наиболее распространены *Neorhodomela oregona* с эпифитом *Soranthera ulvoidea*, *Clathromorphum loculosum*, *Corallina frondescens*. В зависимости от локальных условий (определяемых микрорельефом и микрогидродинамикой, а также вариациями высоты субстрата по отношению к приливо-отливным колебаниям уровня моря и наличием мелких луж) расселяются *Odonthalia annae* с эпифитом *Soranthera ulvoidea*, *Odonthalia floccosa* с *Monostroma grevillei*, *Dumontia contorta*, *Scytosiphon lomentaria*, *Pylaiella littoralis*, *Analipus japonicus*, *Ralfsia fungiformis*, *Neodilsea* sp., *Ulva fenestrata*, *Ulvaria splendens*, *Protomonostroma undulatum*, *Halosaccion hydrophorum*, *Ptilota filicina*, *Callithamnion pikeanum*, *Neorhodomela larix* с эпифитом *Soranthera ulvoidea*, *Acrosiphonia arcta* (в дернинах *Callithamnion pikeanum*), *Porphyra abbottae* f. *abbottae*. В небольших количествах в этих фитоценозах растут *Alaria angusta* и чепцевидная *Laminaria bongardiana*. *Acrosiphonia arcta*, *Porphyra abbottae* и *Callithamnion pikeanum* поселяются на *Semibalanus cariosus*. На валунах состав сопутствующих видов дополняется *Mazzaella cornucopiae*, *Pterosiphonia bipinnata* с эпифитом *Acrochaetium arcuatum*, *Bangia atropurpurea*, *Gloiopeltis furcata*, *Cirrulicarpus ruprechtianum*. С увеличением подвижности воды и прибойности появляются фитоценозы, в которых доминируют *Fucus evanescens*, *Alaria angusta* и *Laminaria bongardiana*. На открытых участках рифа с валунами формируются фитоценозы Fucus evanescens + Alaria angusta + Laminaria bongardiana с богатым видовым составом, Fucus evanescens + Alaria angusta – Odonthalia floccosa и с уменьшением прибойности Fucus evanescens – Odonthalia floccosa. Из сопутствующих видов в первом из них распространены *Ulvaria splendens*, покрывающий незанятые пространства рифа, *Corallina frondescens*, образующий плотные дернинные поселения вместе с *Ulvaria splendens*, *Pterosiphonia bipinnata* с эпифитом *Microcladia borealis* и *Soranthera ulvoidea* на *Microcladia borealis*, *Neorhodomela larix*, *Ulva fenestrata*. На *Corallina frondescens* растут *Palmaria marginicrassa* с эпифитом *Kornmannia zostericola*, *Monostroma grevillei*, *Halosaccion hydrophorum*. На рифе также растут (местами в больших количествах) *Mazzaella cornucopiae*, *Gloiopeltis furcata*, *Odonthalia annae*, *Analipus japonicus*, *Ralfsia fungiformis*, встречаются *Pterosiphonia bipinnata*, *Neodilsea* sp., *Ptilota filicina* (под *Alaria*). *Odonthalia annae* образует характерные синузии, включающие *Corallina frondescens*, *Mastocarpus pacificus*, *Ulvaria splendens*, *Ralfsia fungiformis*, *Mazzaella cornucopiae*, *Neodilsea* sp., *Neorhodomela larix*. В фитоценозе Fucus evanescens + Alaria angusta – Odonthalia floccosa видовой состав беднее. Здесь растут *Acrosiphonia sonderi*, *Pterosiphonia bipinnata*, *Ulvaria splendens*, *Palmaria palmata*, *Porphyra abbottae*. С увеличением прибойности на наклонном скалистом грунте *Fucus evanescens* исчезает и в фитоценозах доминируют *Alaria angusta*, *Laminaria longipes* и местами *Odonthalia floccosa*. Состав фитоценозов обедняется. В фитоценозе Alaria angusta – Odonthalia floccosa, поселяясь на *Semibalanus cariosus*, растут *Palmaria stenogona*, *Acrosiphonia sonderi*, *Ulvaria splendens*, *Pterosiphonia bipinnata*, *Tokidadendron kurilense*. В фитоценозе Laminaria longipes + Alaria angusta в синузиях *Laminaria longipes* растут *Ptilota filicina*, *Palmaria stenogona*, *Tokidadendron kurilense*, *Ulvaria splendens*, *Cirrulicarpus ruprechtianum*. В синузиях *Alaria angusta* преобладает *Odonthalia floccosa*. На *Laminaria longipes* поселяется *Porphyra variegata*. В фитоценозах Alaria angusta растут *Odonthalia floccosa* с эпифитом *Protomonostroma undulatum*, *Ulvaria splendens*. Однако в I этаже среднего горизонта даже на наклонном скалистом грунте *Laminaria longipes* не растет. Здесь доминируют *Alaria angusta*, *Fucus evanescens* и *Odonthalia floccosa*, формируя фитоценозы с проростками *Fucus* в качестве доминанта: фитоценозы Alaria angusta – Fucus evanescens – Odonthalia floccosa (на валунном и скалистом грунте) и Alaria angusta – Odonthalia floccosa (в более прибойных местообитаниях). Доминирующие и сопутствующие виды поселяются на *Semibalanus cariosus*; это *Fucus evanescens*, *Odonthalia floccosa*, *Pterosiphonia bipinnata*, *Alaria angusta*, *Acrosiphonia arcta*, *Callithamnion pikeanum* var. *pacificum*. Мелкими розетками растет *Ulvaria splendens*. В более

ТАБЛИЦА 1

Распределение фитоценозов на мысе Жировом о-ва Медного. Валунная россыпь на рифе, защищенном от моря скалой

Горизонт		Растительность
Верхний		Porphyra schizophylla +P. torta – Bangia atropurpurea
Средний	I этаж	Fucus evanescens (мелкий) + Gloiopeltis furcata, *Mytilus*
	II этаж	Fucus evanescens (крупный), *Semibalanus cariosus*
Нижний	I этаж	Alaria angusta + Laminaria bongardiana +Cymathere triplicata
	II этаж	Laminaria yezoensis +Alaria fistulosa

ТАБЛИЦА 2

Распределение фитоценозов в бухте Гладковской на о-ве Медном

Горизонт		Растительность
Верхний	I этаж	Urospora penicilliformis + Ulothrix sp. (а , в)
	II этаж	Porphyra schizophylla (а), Porphyra schizophylla – Bangia atropurpurea (в)
Средний	I этаж	Fucus evanescens – Porphyra schizophylla, *Mytilus* (а), Porphyra schizophylla (б), Porphyra schizophylla – Bangia atropurpurea (в)
	II этаж	Fucus evanescens + Alaria angusta – Odonthalia floccosa, *Balanus* (а, в), Fucus evanescens – Odonthalia floccosa (б), Corallina pilulifera +Mazzaella cornucopiae +Odonthalia annae + Neorhodomela oregona +Ulva fenestrata (б)
Нижний	I этаж	Laminaria bongardiana +Alaria angusta (а, б), Alaria angusta + Laminaria longipes (в)
	II этаж	Laminaria yezoensis + Alaria fistulosa (а, в), Alaria fistulosa +A. angusta + Laminaria bongardiana (б)

Примечание. Западный входной плоский риф с отдельными валунами и гребнями (а — открытая часть рифа, б — защищенная часть рифа); в — восточный входной риф с наклонной поверхностью.

защищенных местообитаниях появляются *Porphyra* sp. и *Palmaria stenogona. Alaria angusta* не имеет пластины — только стволик и спорофиллы.

В защищенных и полузащищенных условиях на гребнях рифа и на больших валунах в I этаже среднего горизонта развиваются фитоценозы Fucus evanescens (мелкий) + Gloiopeltis furcata и Fucus evanescens (мелкий) + Gloiopeltis furcata + Porphyra abbottae f. abbottae с видами *Analipus japonicus* и *Mastocarpus papillatus*, а на плоском рифе и отдельных валунах — фитоценозы Fucus evanescens – Odonthalia floccosa – Porphyra abbottae f. abbottae и P. abbottae f. abbottae.

Распределение фитоценозов на литорали беринговоморского побережья о-ва Медного на конкретных разрезах представлено в табл. 1—4.

ТАБЛИЦА 3

Распределение фитоценозов на мысе Гладком о-ва Медного

Горизонт		Растительность
Верхний	I этаж	Porphyra schizophylla + P. torta – Bangia atropurpurea (а), Porphyra schizophylla + P. torta – Urospora penicilliformis (б)
	II этаж	Fucus evanescens – Porphyra schizophylla – P. torta (на *Semibalanus cariosus*), *Mytilus* (а), Porphyra schizophylla + P. torta – Urospora penicilliformis (б)
Средний	I этаж	Alaria angusta – Odonthalia floccosa на *Semibalanus* (а), Fucus evanescens (мелкий) + Alaria angusta (без пластины) + Odonthalia floccosa на *Semibalanus cariosus*, *Mytilus* (б)
	II этаж	Laminaria longipes + Alaria angusta на *Semibalanus* (а), Alaria angusta (с пластиной)– Odonthalia floccosa на *Semibalanus cariosus* (б)
Нижний	I этаж	Laminaria longipes, *Semibalanus cariosus* (а), Alaria angusta + Laminaria longipes на *Semibalanus cariosus* (б)
	II этаж	Laminaria yezoensis + Alaria angusta (а), Laminaria yezoensis + Alaria fistulosa (б)

Примечание. а — прибойная открытая наклонная скала; б — защищенная часть наклонной скалы, обращенная к берегу.

ТАБЛИЦА 4

Распределение фитоценозов в бухте Корабельной на о-ве Медном. Плоский риф

Горизонт		Растительность
Верхний		Urospora penicilliformis (в) Porphyra abbottae f. abbottae – Bangia atropurpurea (в)
Средний	I этаж	Fucus evanescens + Gloiopeltis furcata (а), Fucus evanescens – Odonthalia floccosa – Porphyra abbottae f. abbottae (б), Alaria angusta + Fucus evanescens – Odonthalia floccosa, *Mytilus* (в)
	II этаж	Fucus evanescens – Neorhodomela oregona – Clathromorphum loculosum (а), Alaria angusta + Fucus evanescens + Laminaria bongardiana, *Semibalanus cariosus* (б), Alaria angusta, *Semibalanus cariosus* (в)
Нижний	I этаж	Laminaria longipes – Corallina frondescens (в)
	II этаж	Laminaria yezoensis (в)

Примечание. а — участок рифа, защищенный грядой высоких скал; б — открытый участок рифа; в — валунная россыпь на рифе.

На тихоокеанском побережье о-ва Беринга в сравнении с о-вом Медным характерно смещение водорослевых сообществ из среднего горизонта в нижний. Во II этаже нижнего горизонта на плоском рифе с песком и валунами формируются фитоценозы Alaria angusta + A. fistulosa – известковые водоросли. В составе этих фитоценозов растут *Peyssonnelia pacifica*, *Clathromorphum loculosum*, *Bossiella cretacea*, *Corallina frondescens*, *Odonthalia setacea* с эпифитом *Soranthera ulvoidea*, *Odonthalia kawabate*, *O. ochotensis*, *Tokidadendron kurilense*, *Neoptilota asplenioides*,

Pterosiphonia bipinnata, *Mazzaella cornucopiae*, *Palmaria stenogona*, *Thalassiophyllum clathrus*, *Desmarestia intermedia*, *Codium ritteri*, *Acrosiphonia sonderi*, *Ulva fenestrata*. Все эти водоросли, за исключением известковых, растут пятнами.

В I этаже нижнего горизонта на плоских рифах с песком и валунами простираются фитоценозы Laminaria bongardiana – известковые водоросли. В этих фитоценозах сильно развит эпифитизм. *Corallina frondescens* и *Bossiella cretacea* образуют обширные дернинные поселения. В отлив в неровностях грунта сохраняются многочисленные лужи с богатой растительностью. На *Corallina frondescens* растут *Halosaccion hydrophorum*, *Odonthalia annae*, *Palmaria stenogona*, *Monostroma grevillei*, *Chaetomorpha tortuosa*. Обрастают эпифитами *Odonthalia annae* (на ней поселяются *Soranthera ulvoidea*, *Monostroma grevillei*, *Ulvaria splendens*), *Neorhodomela larix* (эпифиты — *Monostroma grevillei*, *Palmaria stenogona*, *Halosaccion hydrophorum*, *Ulvaria splendens*, *Clathromorphum reclinatum*). На грунте растут *Odonthalia setacea*, *O. ochotensis*, *Rhodomela pinnata*, *Porphyra kurogii*, *P. variegata*, *Mazzaella cornucopiae*, *Acrosiphonia sonderi*, *Chordaria flagelliformis* (местами с эпифитом *Dictyosiphon foeniculaceus*), *Neorhodomela oregona*, *Pterosiphonia bipinnata*, *P. hamata*. В литоральных лужах растут *Halosaccion firmum*, *Bossiella cretacea*, *Neoptilota asplenioides*, *Mazzaella phyllocarpa*, *M. cornucopiae*, *Mastocarpus pacificus*, *Halosaccion hydrophorum*, *Corallina pilulifera*, *Odonthalia annae* с эпифитом *Monostroma grevillei*, *O. ochotensis*, *Gloiopeltis furcata*, *Palmaria stenogona*, *P. marginicrassa*, *Pterosiphonia bipinnata*, *Acrosiphonia sonderi*, *Neorhodomela larix*, *Ulva fenestrata*. На более открытых рифах с валунами вместе с *Laminaria bongardiana* доминирует *Alaria* sp. Среди сопутствующих видов — *Odonthalia setacea*, *O. annae*, *Neorhodomela larix*, *Pterosiphonia bipinnata*, *Mazzaella cornucopiae*, *Palmaria stenogona*, *P. marginicrassa*, *Ulva fenestrata*, *Protomonostroma undulatum*, *Monostroma grevillei*. На крутых скалах с уступами формируются фитоценозы Alaria angusta – Odonthalia floccosa. Состав сопутствующих видов обычный для этого этажа нижнего горизонта.

В среднем горизонте простираются фитоценозы Blidingia minima, Blidingia minima + Capsosiphon groenlandicus, Capsosiphon groenlandicus, Fucus evanescens, Fucus evanescens – Halosaccion hydrophorum – Blidingia minima на валунной россыпи и Fucus evanescens, Neorhodomela larix (II этаж), Corallina frondescens – C. pilulifera – Halosaccion hydrophorum (I—II этажи), Palmaria stenogona (II этаж), Blidingia minima + Capsosiphon groenlandicus, Porphyra abbottae f. abbottae на плоском рифе. В фитоценозах Fucus evanescens и Neorhodomela larix водоросли растут преимущественно в лужах. В фитоценозах Fucus evanescens на рифах растут *Corallina frondescens*, *Neorhodomela larix*, *Mastocarpus pacificus*, *Dumontia contorta*, *Chordaria flagelliformis*, *Leathesia difformis* (на *Neorhodomela larix*), *Analipus japonicus* с *Saundersella simplex*, *Scytosiphon lomentaria*, *Ulvaria splendens* (на грунте и на *Neorhodomela larix*) или *Odonthalia floccosa*, *O. annae*, *Rhodomela pinnata*. На валунах поселяются *Dumontia contorta*, *Pterosiphonia bipinnata*, *Monostroma grevillei*, *Porphyra kurogii*. В фитоценозах Fucus evanescens на валунной россыпи, в лужах поселяются *Neorhodomela larix*, *Dumontia contorta*, *Halosaccion hydrophorum*, *Mazzaella cornucopiae*, *Palmaria stenogona*, *Mastocarpus pacificus*, *Ralfsia fungiformis*, *Analipus japonicus* с эпифитами *Soranthera ulvoidea* и *Saundersella simplex*, *Chordaria flagelliformis*, *Scytosiphon lomentaria*. В фитоценозах Neorhodomela larix состав сопутствующих видов сходный, на камнях и возвышениях скалы растет молодой *Fucus evanescens*. Состав исследованных фитоценозов Palmaria stenogona беден: кроме доминирующего вида их формируют *Pterosiphonia bipinnata*, *Dumontia contorta*, *Porphyra kurogii*, *Monostroma grevillei*. В кораллиновых фитоценозах оба вида *Corallina* растут плотными дернинами, образуя «кораллиновые тротуары» с эпифитом *Halosaccion hydrophorum*. Пятна кораллины окаймляет *Neorhodomela larix*. В литоральных лужах разрастается *Chaetomorpha tortuosa*, местами — *Enteromorpha linza*. Описанные выше фитоценозы слагают несколько формаций.

Во II этаже нижнего горизонта литоральной зоны и в верхней сублиторали на о-ве Медном простирается формация Alaria fistulosa + Laminaria yezoensis + Cymat-

here triplicata. В I этаже нижнего горизонта и во II этаже среднего горизонта ее сменяет формация Laminaria bongardiana + Alaria angusta, а в более прибойных условиях обитания — формация Laminaria longipes + Alaria angusta. На границе нижнего и среднего горизонта или в I этаже нижнего горизонта (преимущественно на каменистом и валунном грунтах) образуется формация Palmaria sp. sp., а на рифе — полидоминантная формация красных водорослей. Доминирование красных водорослей на границе среднего и нижнего горизонтов, по-видимому, определяется пограничным состоянием сообществ, слагаемых ламинариевыми и фукусом; именно здесь проходит верхняя граница доминирования ламинариевых и нижняя граница доминирования фукуса, которые не являются прямой линией и не сливаются в одну. В среднем горизонте простираются формации Fucus evanescens + Alaria angusta – Odonthalia floccosa, (I, II этажи), Fucus evanescens (II этаж) и Fucus evanescens + Gloiopeltis furcata (I этаж). Последняя слагается проростками фукуса.

На о-ве Беринга во II этаже нижнего горизонта простирается формация Alaria angusta + A. fistulosa – известковые водоросли. Ее сменяют формации Laminaria bongardiana (I, II этажи нижнего горизонта) и Alaria angusta – Odonthalia floccosa, последняя с увеличением прибойности расселяется в среднем горизонте литорали. В среднем горизонте наши исследования позволяют выделить формации Palmaria sp. sp., Neorhodomela larix, Corallina frondescens + C. pilulifera – Halosaccion hydrophorum и Fucus evanescens.

В верхнем горизонте литорали на Командорских о-вах господствуют порфиры. Они слагают формацию Porphyra sp. sp. (Porphyra schizophylla + P. torta + P. abbottae + P. umbilicalis subsp. pacifica). На о-ве Медном на валунных россыпях на открытых малоприбойных рифах формируются фитоценозы Porphyra schizophylla + P. torta, в более прибойных условиях — фитоценозы Porphyra abbottae f. abbottae – Bangia atropurpurea, Porphyra schizophylla + P. torta – Bangia atropurpurea и Porphyra schizophylla. На о-ве Беринга в верхнем горизонте распространены фитоценозы Porphyra abbottae f. fasciaria + P. schizophylla и Porphyra schizophylla + P. abbottae f. fasciaria – Bangia atropurpurea. Обнаружены поселения *Porphyra umbilicalis* subsp. *pacifica*. В отличие от о-ва Медного *P. torta* образует здесь монодоминантные фитоценозы, которые простираются в среднем горизонте на валунных россыпях и в верхнем горизонте на скалистом грунте (порфира имеет изумрудный цвет). В I этаже верхнего горизонта в зависимости от грунта и условий прибойности виды *Porphyra* образуют смешанные фитоценозы с зелеными водорослями *Urospora penicilliformis*, *Codiolum gregarium*, *Ulothrix* sp. В верхнем горизонте, преимущественно в I этаже, и в супралиторали развивается формация зеленых водорослей Urospora penicilliformis + Ulothrix sp. + Prasiola borealis, представленная в основном фитоценозами Urospora penicilliformis + Ulothrix sp. и Urospora penicilliformis +Ulothrix sp. + Prasiola borealis. В открытых прибойных местообитаниях *Prasiola borealis* поднимается высоко в супралитораль. Зеленые водоросли образуют также смешанные фитоценозы с *Bangia atropurpurea*.

Шельфовая островная и материковая биоты существенно различаются как по составу и происхождению, так и экологически (Перестенко, 1988, 1994). Своеобразие флоры Командорских о-вов определяется двумя моментами: 1) ее островным положением, 2) близостью к флоре Америки.

Особенности островной наземной флоры позволили выделить средние и северные Курильские о-ва и часть о-ва Кадьяк в особый регион — флористическую страну Хултению (Юрцев, 1976), а по шельфовой флоре красных водорослей и бурых ламинариевых водорослей — выделить шельфовую Хултению, включив в нее кроме Курильских о-вов к северу от о-ва Итуруп тихоокеанскую Камчатку, Командорские, Алеутские острова и архипелаги тихоокеанской Аляски (Перестенко, 1988, 1994). Флорогенетический и биогеографический анализы показали, что флора красных водорослей шельфовой Хултении насыщена элементами американского происхождения, мигрировавшими с берегов Америки, и элементами островного происхождения. Наибольшее число видов американского происхождения в пределах России содержит

командорская флора. Во флоре красных водорослей они составляют почти половину (46 %). Но уже у берегов Камчатки этих видов почти в 2 раза меньше (28 %), а к Малым Курильским о-вам число их уменьшается до 8 %. В Беринговом, Охотском, Японском морях их доля также составляет по 8 %. Для *Porphyra torta*, *P. gardneri*, *P. schizophylla*, *Mastocarpus papilatus*, *Irtugovia pacifica*, *Tokidaea serrata*, *Callithamnion pikeanum*, *Microcladia borealis*, *Nienburgia prolifera*, *Tayloriella abyssalis*, *Odonthalia floccosa*, *Beringiella labiosa* Командорские о-ва являются западной границей распространения. Американские виды во многом определяют результаты анализа степени общности всего видового состава и состава доминантов растительности в различных районах шельфа: на графах, рассчитанных по мерам сходства Серенсена, сходство Командорской флоры с другими флорами дальневосточных морей близко к наименьшему показателю (Перестенко, 1988, 1994). Анализ дальневосточной флоры красных водорослей по группе доминантных видов показывает наибольшую обособленность растительности Командорских о-вов среди других флористических регионов дальневосточных морей. Только на Командорских о-вах формируют ассоциации такие американские виды, как *Porphyra abbottae*, *P. torta*, *P. schizophylla*, *Odonthalia floccosa*, *Corallina frondescens*, *Callithamnion pikeanum*, *Hommersandia palmatifolia*.

Флора бурых и зеленых водорослей менее показательна в качестве объекта для флорогенетического и биогеографического анализов. За исключением ламинариевых и нескольких видов из других таксонов, *Chlorophyta* и *Phaeophyta* Командорских о-вов имеют широкие, преимущественно бореально-арктические и широкобореальные амфибореальные ареалы. Ламинариевые имеют бореальные, преимущественно бореальные интерзональные, пацифические ареалы, свидетельствующие об их происхождении в берингийских центрах и северотихоокеанском центре на участке побережья южная Аляска—о-в Ванкувер (Перестенко, 1998).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Быков Б. А. Геоботаническая терминология. Алма-Ата, 1967. 167 с.

Виноградова К. Л. Определитель водорослей дальневосточных морей СССР. Зеленые водоросли. Л., 1979. 148 с.

Зинова Е. С. Морские водоросли Командорских островов // Тр. Тихоокеан. комитета. 1940. Т. 5. С. 165—243.

Калугина-Гутник А. А. Фитобентос Черного моря. Киев, 1975. 246 с.

Кардакова-Преженцова Е. А. Водорослевая растительность Командорских островов // Изв. ТИНРО. 1938. Т. 14. С. 77—108.

Кусакин О. Г., Иванова М. Б. Макробентос литоральных сообществ острова Медный (Командорские острова) // Биология моря. 1995. Т. 21. № 2. С. 99—107.

Перестенко Л. П. Водоросли залива Петра Великого. Л., 1980. 232 с.

Перестенко Л. П. Красные водоросли дальневосточных морей России. СПб., 1994. 331 с.

Перестенко Л. П. О происхождении и эволюции ламинариевых водорослей // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 5. С. 1—11.

Работнов Т. А. Фитоценология. М., 1978. 984 с.

Тараканова Т. Ф. Количественное распределение макробентоса на литорали о-ва Беринга // Литораль Берингова моря и юго-восточной Камчатки. М., 1978. С. 63—77.

Юрцев Б. А. Проблемы позднекайнозойской палеогеографии Берингии в свете ботанико-географических данных // Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976. С. 101—120.

Kjellman F. R. Om Beringhafvets Algflora // Kgl. Sv. Vet.-Akad. handl. 1889. Bd 23. № 8. S. 1—58.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 25 VII 1997

SUMMARY

49 littoral phytocoenoses are recognised in Kommander Islands. The structure and species composition of littoral vegetation are described.

УДК 581.9(28) : 504.054 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 1

© А. И. Кузьмичев, А. Н. Краснова

ПАРЦИАЛЬНЫЕ ФЛОРЫ ПРЕСНЫХ ВОДОЕМОВ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

A. I. KUZMICHOV, A. N. KRASNOVA. PARTIAL FLORA OF FRESHWATER BASINS IN THE EUROPEAN RUSSIA

Проанализирована структура парциальных флор (ПФ) пресных водоемов Европейской России. На основе экотопологической дифференциации выделены 13 типов ПФ. По степени сходства они образуют 2 класса, соответствующие водной флоре в узком понимании и болотной (гелофитной флоре). Обсуждается активность видов по участию их в составе ПФ. Использованный подход дает возможность объективно оценить экологическое и ценотическое разнообразия гидрофитного компонента флоры.

Ключевые слова: гидрофиты, пресные водоемы, Европейская Россия, система экотопов, парциальные флоры.

Гидрофитная, или водная и прибрежно-водная флора, представляет комплекс видов разной экологии и ценологии. На эколого-топографическую разнокачественность гидрофитной флоры внимание исследователей было обращено давно (Федченко, 1925, 1949; Шенников, 1950; Смирнова-Гараева, 1980; Катанская, 1981, и др.). Обсуждение этого вопроса представляет методический и методологический интерес при анализе структуры гидрофитного компонента флоры, ее объема, степени антропогенной трансформации.

Цель работы — анализ гидрофитной флоры (на примере пресных водоемов центра Европейской России) как системы парциальных флор (ПФ).

Метод ПФ в научный обиход вошел недавно в связи с развитием идей и представлений современной сравнительной флористики, основы которой были заложены А. И. Толмачевым (1931, 1986) и в последние годы активно разрабатываются рядом ученых (Юрцев, Семкин, 1980; Гусарова, Семкин, 1986; Заноха, 1987; Юрцев, Камелин, 1991). Метод ПФ в настоящее время широко применяется в современной сравнительной флористике. Под ПФ подразумеваются флоры однородных экотопов.

Для пресных водоемов Европейской России нами разработана следующая система экотопов.

1. Прибрежья водоемов со стабильным или незначительно изменяющимся уровнем воды с глубинами 250—90 см. В подобных экотопах создаются наиболее оптимальные условия для вегетации погруженных и плавающих форм.

2. Прибрежья со стабильным уровнем и глубинами 90—0(10) см. Следует отметить, что в литературе, особенно учебно-методической, водная флора и растительность обычно связываются именно с указанными 2 типами экотопов. Этот и предшествующий типы экотопов представляют собой классические обитания гидрофитных растений.

3. Периодически заливаемые прибрежья с песчаными грунтами.

4. Периодически заливаемые прибрежья с илистыми и илисто-торфянистыми грунтами с переменным уровнем.

Типы экотопов *3* и *4* характерны для природных и техногенно трансформированных водоемов с переменно изменяющимся в течение вегетационного периода уровнем.

5. Выходящие после спада воды прибрежья с песчаными грунтами.

6. Выходящие после спада воды прибрежья с илистыми и илисто-торфянистыми грунтами.

Типы экотопов *5* и *6* характерны для искусственных водоемов, уровень которых в течение вегетационного сезона спускается на несколько метров (Рыбинское и Куйбышевское водохранилища).

7. Урезы. Экотопы обрывистых и крутых берегов на границе с водной поверхностью.

8. Прибойная литораль.

9. Заболоченные воды. Представляют защищенные от ветра и волнения участки водоемов с надвигающимися сплавинами и интенсивным развитием погруженных и плавающих на поверхности воды растений.

10. Заболоченные прибрежья.

11. Сформировавшиеся сплавины.

12. Молодые сплавины.

13. Заболачивающиеся прибрежья.

Экотопы *1—6* соответствуют типичным местообитаниям гидрофитных растений, специфическим вариантом которых являются урезы (ПФ 7) и прибойная литораль (ПФ 8). Экотопы *9—13* связаны с заболоченными и заболачивающимися водами и прибрежьями.

Выделенные типы экотопов отражают картину экологической разнокачественности водной и прибрежно-водной среды по отношению к флоре этих экотопов, несмотря на то что практически любой водоем представляет интегрированную в пространстве и во времени систему экотопов. Все же степень дифференциации последних достаточно четко выражена и они сравнительно легко поддаются типизации.

Анализ экотопологической структуры показывает, что индустриальные, или техногенные, водоемы (водохранилища, каналы и др.) вносят несомненный элемент разнообразия в существующую картину экотопов. Крупные водохранилища (например, Рыбинское и Куйбышевское) с переменным уровнем воды по сезонам года можно рассматривать в качестве аналогов низовий рек с длительно поемным режимом. Однако их прибрежья и мелководья представляют принципиально иной тип экотопов.

Выявленная экотопологическая структура имеет экогенетическое содержание. Разнообразие жизненных форм гидрофитов, их «размытость» объясняются налеганием экотопов, перекрыванием. Часто они образуют континуум во времени, когда с падением уровня освобождаются участки литорали, заселяемые другой растительностью с фрагментами прежней. Первым в литературе на это обстоятельство обратил внимание S. Hejnÿ (1960, 1962), разработавший оригинальную систему жизненных форм.

Выделенные 13 типов ПФ выявлены на основании изучения гидрофитной структуры водоемов центральных районов Европейской России: Рыбинского и Шекснинского водохранилищ, озер Неро и Плещеево, пойменных водоемов Волги в Ярославской обл., озер Северо-Двинской водной системы.

Кратко охарактеризуем названные водоемы с точки зрения существования водной флоры и растительности. На Рыбинском водохранилище с переменным уровнем на открытых и полузакрытых участках сформировался озерно-речной комплекс с доминированием *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Glyceria maxima*, *Typha angustifolia*, *Butomus umbellatus*, *Persicaria amphibia*, *Potamogeton perfoliatus*, *P. lucens*, *P. pectinatus*. В верховьях заливов и обширной полосе временного затопления близ верхней ее границы развит водно-болотный комплекс с участием *Equisetum fluviatile*, *Carex acuta*, *C. aquatilis*, *Rorippa amphibia*, *Sparganium erectum*, *S. emersum*, *Agrostis stolonifera* и др. На относительно более молодом по времени создания Шекснинском водохранилище с постоянным уровнем флора еще не установилась. Однако наметилась довольно четкая тенденция в направлении преобладающего развития водно-болотного комплекса с доминированием *Typha latifolia*, *Sparganium erectum*, *S. emersum*, *Potamogeton natans*, *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*, *Stratiotes aloides* и др. Четко выражено сплавинообразование с характерным для водохранилищ набором видов: *Typha latifolia*, *Equisetum fluviatile*, *Carex acuta*, *C. pseudocyperus*, *Calla palustris*.

Menyanthes trifoliata, *Comarum palustre* и др. Озерно-речной комплекс занимает второстепенное положение и в основном развит в Белом озере, входящем в акваторию этого водохранилища. Пойменные озера левобережья Волги в пределах Ярославской обл., расположенные в зоне инженерной защиты Горьковского водохранилища, вышли из-под влияния аллювиального режима. На большинстве их развит преимущественно комплекс водно-болотной флоры, где активные ценотические позиции показывают *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Stratiotes aloides*. Интенсивное заболачивание этих озер происходит путем нарастания сплавины. На водоемах Северо-Двинской водной системы в зависимости от гидрологических, морфометрических особенностей и степени антропогенной нагрузки развиты комплексы озерной флоры с доминированием *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Typha angustifolia*, *Potamogeton lucens* или водно-болотной — *Carex aquatilis*, *Typha latifolia*, *Scolochloa festucacea* и др. На оз. Плещеево развит преимущественно комплекс с доминированием *Phragmites australis*, *Typha angustifolia*, *Potamogeton perfoliatus*. Комплекс водно-болотных видов приурочен к юго-восточному побережью, где преобладают *Equisetum fluviatile*, *Phalaroides arundinacea*, *Sparganium erectum*, *S. emersum*. На оз. Неро с переменным уровнем развит преимущественно комплекс водно-болотной флоры с преобладанием *Typha latifolia*, *Nuphar lutea*, *Stratiotes aloides*, *Carex acuta*, *C. vesicaria*. Озерно-речной комплекс развит слабо и представлен в основном *Butomus umbellatus*, *Typha angustifolia*, *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*.

Далее приведен видовой состав[1] изученных парциальных флор (*1—13*) пресных водоемов Европейской России, в соответствии с приведенной выше системой экотопов.

Alismataceae: Alisma plantago-aquatica L. — *2, 5,* 6; *A. gramineum* Lej. — *5, 6*; *A. lanceolatum* With. — *2, 5, 6*; *Sagittaria sagittifolia* L. — *1—7, 9, 10, 13.*

Apiaceae: Cicuta virosa L. — *9, 11, 13*; *Oenanthe aquatica* (L.) Poir. — *2, 9, 11*; *Thyselium palustre* (L.) Rafin. — *10, 11, 13*; *Sium latifolium* L. — *10, 13.*

Araceae: Acorus calamus L. — *7.*

Asteraceae: Bidens cernua L. — *5—7, 10, 13*; *B. radiata* Thuill. — *5—7, 13*; *B. tripartita* L. — *10, 11, 13*; *Filaginella uliginosa* (L.) Opiz — *11, 13*; *Inula britannica* L. — *7, 10*; *Senecio tataricus* Less. — *10, 13.*

Betulaceae: Alnus incana (L.) Moench — *10, 11*; *Betula pubescens* Ehrh. — *11, 13*; *B. humilis* Schrank — *10, 11.*

Boraginaceae: Myosotis caespitosa K. F. Schultz — *5, 6, 10, 11, 13*; *M. scorpioides.* — *10—13.*

Brassicaceae: Rorippa amphibia (L.) Bess. — *2—6, 10—13*; *R. palustris* (L.) Bess. — *2, 4—8, 10, 11, 13; R. sylvestris* (L.) Bess. — *7, 10, 13.*

Butomaceae: Butomus umbellatus L. — *2—5, 7, 8, 10, 12, 13.*

Callitrichaceae: Callitriche hermaphroditica L. — *2, 5, 6, 8, 10, 13*; *C. palustris* L. — *2, 5, 6.*

Caryophyllaceae: Myosoton aquaticum (L.) Moench — *9*; *Sagina nodosa* (L.) Fenzl — *5, 6, 10, 13*; *Stellaria crassifolia* Ehrh. — *11*; *S. palustris* Retz. — *11.*

Ceratophyllaceae: Ceratophyllum demersum L. — *1, 2, 9.*

Cyperaceae: Bolboschoenus maritimus (L.) Palla — *2—6, 13*; *Carex aquatilis* Wahlenb. — *8, 10, 13*; *C. acuta* L. — *10, 12, 13*; *C. bohemica* Schreb. — *5, 6*; *C. pseudocyperus* L. — *10—13*; *Carex rostrata* Stokes — *2, 10, 11, 13*; *C. vesicaria* L. — *10—13*; *C. limosa* L. — *11*; *C. vulpina* L. — *10, 13*; *C. diandra* Schrank — *10, 11, 13*; *C. caespitosa* L. — *10, 11, 13*; *C. nigra* (L.) Reichard — *10, 11, 13*; *C. rhynchophysa* C. A. Mey. — *10, 12, 13*; *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult. — *2—6, 8, 13*; *E. ovata* (Roth) Roem. et Schult. — *5, 6*; *Scirpus lacustris* L. — *6*; *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult. — *2—8, 10, 11, 13.*

Elatinaceae: Elatine hydropiper L. — *2, 5, 6.*

---

[1] Семейства и роды расположены в алфавитном порядке. Видовые названия и авторы даны по сводке С. К. Черепанова (1995).

Equisetaceae: Equisetum fluviatile L. — *2—7, 9, 10, 12, 13.*

Fabaceae: Lathyrus palustris L. — *10, 13.*

Haloragaceae: Myriophyllum spicatum L. — *1, 2, 9*; *M. verticillatum* L. — *1.*

Hippuridaceae: Hippuris vulgaris L. — *10.*

Hydrocharitaceae: Elodea canadensis Michx. — *1, 2, 8, 9*; *Hydrocharis morsus-ranae* L. — *1, 2, 9*; *Stratiotes aloides* L. — *1—2, 9.*

Iridaceae: Iris pseudacorus L. — *10, 11, 13.*

Juncaceae: Juncus articulatus L. — *5, 6, 10*; *J. bufonius* L. — *5, 6, 10*; *J. compressus* Jacq. — *5, 6*; *J. filiformis* L. — *10, 13.*

Juncaginaceae: Triglochin palustre L. — *10.*

Lamiaceae: Lycopus europaeus L. — *5, 7, 10, 11, 13*; *Mentha arvensis* L. — *7, 10, 13*; *Scutellaria galericulata* L. — *10—13*; *Stachys palustris* L. — *5—7, 10—13.*

Lemnaceae L.: *Lemna minor* L. — *1—3, 9*; *L. trisulca* L. — *1—4, 9*; *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid. — *1—4, 9.*

Lentibulariaceae: Utricularia intermedia Hayne — *9, 13*; *U. vulgaris* L. — *9.*

Menyanthaceae: Menyanthes trifoliata L. — *10—13.*

Nymphaeaceae: Nuphar intermedia Ledeb. — *1, 4, 9*; *N. lutea* (L.) Smith — *1, 2, 4, 9*; *N. pumila* (Timm) DC. — *1, 9*; *Nymphaea alba* L. — *9*; *N. candida* J. Presl — *1, 4, 9*; *N. tetragona* Georgi — *1, 4.*

Onagraceae: Epilobim ciliatum Rafin. — *13*; *E. palustre* L. — *7, 10—13*; *E. roseum* Schreb. — *10*; *Lythrum salicaria* L. — *7, 10, 12, 13.*

Poaceae: Agrostis canina L. — *7, 8, 11, 13*; *A. stolonifera* L. — *5—7, 10—13*; *Alopecurus aequalis* Sobol. — *5—7, 10, 13*; *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb. — *2, 10, 12, 13*; *G. fluitans* (L.) R. Br. — *5, 6, 10, 13*; *Leersia oryzoides* (L.) Sw. — *13*; *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. — *1—8, 10, 11, 13*; *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link — *2—4, 6, 7, 10, 12, 13*; *Zizania aquatica* L. — *1.*

Polygonaceae: Persicaria amphibia (L.) S. F. Gray — *1—6, 8—10, 13*; *P. minor* (Huds.) Opiz — *6, 10, 11, 13*; *P. lapathifolia* (L.) S. F. Gray — *5*; *P. hydropiper* (L.) Spach — *5, 6, 10*; *P. maculata* (Rafin.) A. et D. Love — *10*; *Rumex aquaticus* L. — *5, 7, 10*; *R. confertus* Willd. — *7*; *R. maritimus* L. — *5—7*; *R. hydrolapathum* Huds. — *12, 13*; *R. ucrainicus* Fisch. ex Spreng. — *5, 6*; *R. pseudonatronatus* (Borb.) Borb. ex Murb. — *5, 6.*

Portulacaceae: Peplis portula L. — *6.*

Potamogetonaceae: Potamogeton acutifolius Link — *1, 9*; *P. compressus* L. — *1, 2, 9*; *P. filiformis* Pers. — *1*; *P. friesii* Rupr. — *1, 9*; *P. gramineus* L. — *2, 4, 8*; *P. lucens* L. — *1—4, 9*; *P. natans* L. — *1—2, 4, 9*; *P. obtusifolius* Mert. ex Koch — *1, 9*; *P. pectinatus* L. — *1—4, 8, 9*; *P. perfoliatus* L. — *1—4, 8, 9*; *P. praelongus* Wulf. — *1*; *P. pusillus* L. — *1, 9, 11*; *P. trichoides* Cham. et Schlecht. — *1, 9.*

Primulaceae: Lysimachia nummularia L. — *10, 13*; *L. vulgaris* L. — *7, 10, 11, 13*; *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb. — *10, 11, 13.*

Ranunculaceae: Batrachium circinatum (Sibth.) Spach — *1—4, 9*; *B. trichophyllum* (Chaix) Bosch — *1, 2, 9*; *Caltha palustris* L. — *10, 11, 13*; *Ranunculus reptans* L. — *5, 6, 8, 13*; *R. gmelinii* DC. — *5, 6, 12, 13*; *R. flammula* L. — *5, 6, 10, 11, 13*; *R. lingua* L. — *10, 11, 13*; *R. repens* L. — *5—7, 10, 13*; *R. sceleratus* L. — *5, 6, 10, 13*; *Thalictrum flavum* L. — *7, 10, 13*; *T. simplex* L. — *10, 13.*

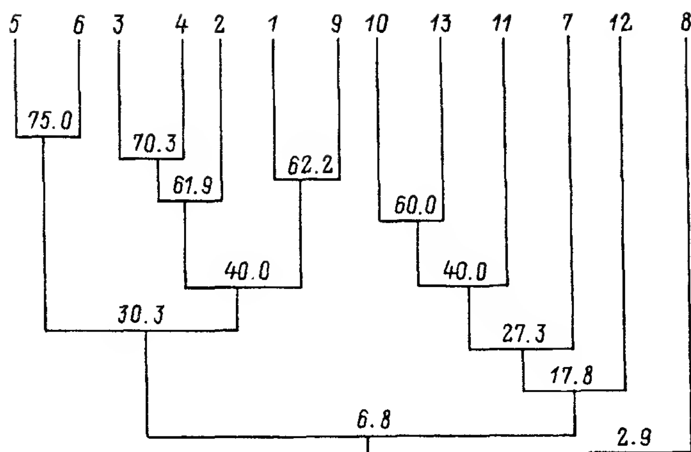
Rosaceae: Comarum palustre L. — *10—13*; *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. — *10, 13.*

Rubiaceae: Galium palustre L. — *10, 11, 13*; *G. trifidum* L. — *10—12*; *G. uliginosum* L. — *10, 11, 13.*

Salicaceae: Salix cinerea L. — *10, 11*; *S. triandra* L. — *10*; *S. pentandra* L. — *10.*

Scrophulariaceae: Limosella aquatica L. — *5, 6, 8, 11*; *Pedicularis palustris* L. — *10, 13*; *Veronica anagallis-aquatica* L. — *10, 13*; *V. beccabunga* L. — *10, 11, 13*; *V. scutellata* L. — *11, 13*; *Scrophularia nodosa* L. — *7, 10.*

Solanaceae: Solanum dulcamara L. — *7, 12, 13.*



Дендрограмма максимального сходства флор пресноводных водоемов Европейской России.

Верхний ряд цифр — номера парциальных флор, цифры на дендрограмме — значения коэффициентов сходства Жаккара.

Sparganiaceae: Sparganium emersum Rehm. — *1, 2, 4, 6, 9, 13*; *S. erectum* L. — *1, 2, 4, 6, 9, 13.*
Thelypteridaceae: Thelypteris palustris Schott — *11.*
Typhaceae: *Typha angustifolia* L. — *1—6, 12*; *T. latifolia* L. — *2, 3, 6, 11—13.*
Zannichelliaceae: Zannichellia palustris L. — *9.*

Всего: ПФ 1 — 36 видов, ПФ 2 — 41, ПФ 3 — 19, ПФ 4 — 27, ПФ 5 — 44, ПФ 6 — 46, ПФ 7 — 30, ПФ 8 — 15, ПФ 9 — 36, ПФ 10 — 78, ПФ 11 — 47, ПФ 12 — 22, ПФ 13 — 79 видов.

В таблице приведена матрица абсолютных и относительных мер сходства ПФ: число общих видов и коэффициенты сходства Жаккара. По степени сходства ПФ изученных водоемов образуют 2 класса (см. рисунок). Первый класс соответствует собственно водной флоре в узком понимании, второй — водно-болотной и болотной (гелофитной). В первом наибольшую степень сходства (коэффициент 62.2 %) имеют ПФ прибрежий водоемов со стабильным уровнем с глубинами 250—90 см и заболоченных вод (ПФ 1, 9). Число общих видов составляет 28. ПФ 1 отличается присутствием *Potamogeton filiformis*, *Myriophyllum verticillatum*, *Typha angustifolia*, которые (за исключением последнего) редки для водоемов и не проявляют здесь ценотической активности. ПФ 9 характеризуется участием видов, обитающих в заболоченных водах, — *Utricularia intermedia*, *U. vulgaris*, *Oenanthe aquatica*, *Scolochloa festucacea*, *Equisetum fluviatile*. Отличие состоит также в том, что изменяются ценотические позиции *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*, *Elodea canadensis*. В ПФ 9 они часто выступают доминантами и субдоминантами. Рассматриваемая ПФ 9 представляет соответственно начало или одну из стадий прогрессивного заболачивания водоемов. Экогенетически ПФ 9, по-видимому, более древняя, так как именно с освоения мочажин, луж, изолированных микроводоемов и началась экологическая экспансия гидрофитов по крайней мере из группы воздушно-водных растений. Для полноты картины сравним ПФ 1 и ПФ 2, часто контактирующие и формирующие классический ряд растительности. Общих видов 23. Коэффициент общности равен 40.0 %. Экотопы с глубинами 250—(0—10) см с населяющей их растительностью соответствуют двум флороценотипам: погруженных и плавающих на поверхности воды растений и гидрофитного высокотравья. Их эволюция происходила сопряженно.

Матрица мер пересечения (диагональ и над диагональю) и мер сходства (под диагональю) видового состава исследованных парциальных флор

ПФ	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	36	23	12	17	5	7	2	5	28	3	1	1	5
2	40.0	41	19	25	17	20	8	9	22	13	6	7	17
3	27.9	46.3	19	19	11	10	10	5	10	7	3	4	9
4	40.0	61.9	70.3	27	12	15	7	9	11	9	3	6	14
5	6.8	25.7	22.0	18.9	44	38	14	9	3	24	11	7	25
6	8.0	30.3	18.5	24.1	77.5	46	13	8	5	22	11	8	27
7	3.1	12.6	11.3	11.7	20.0	19.0	30	5	2	24	10	10	24
8	13.9	12.5	18.5	14.2	12.2	13.7	10.2	15	4	7	5	1	10
9	62.2	9.8	5.6	10.3	3.9	7.8	4.6	8.6	36	3	2	1	7
10	2.7	10.2	7.8	8.3	22.6	19.6	27.3	3.4	2.7	78	35	18	62
11	1.2	5.9	4.6	4.1	13.9	12.0	16.4	5.1	2.4	40.4	47	12	36
12	1.7	12.5	10.8	13.9	12.2	13.5	23.8	2.9	3.5	17.8	20.6	22	19
13	4.3	5.0	8.5	13.4	22.5	23.0	28.4	10.3	7.1	60.0	24.7	20.6	79

Примечание. По диагонали матрицы приведена численность видов конкретных парциальных флор, выше диагонали — численность общих видов сравниваемых ПФ. Цифры под диагональю указывают коэффициент сходства, рассчитанный по формуле Жаккара.

ПФ 3, 4, 5, 6 связаны с водоемами переменного уровня. Формирующиеся после спада воды экотопы, несмотря на сходство грунтов, принципиально отличаются от экотопов водоемов с постоянным уровнем, поскольку периодически осушаемая зона обладает большим разнообразием. В природе водоемы с переменным уровнем, распространены гораздо чаще, чем со стабильным. Этим объясняются широкие экологические ареалы водных и прибрежно-водных растений, пластичность большинства их, на что обратил внимание Н. Г. Холодный (1924). Рассматриваемые ПФ можно объединить в 2 пары корреспондирующих — 3, 4 и 5, 6. ПФ залитых прибрежий с переменным уровнем с песчаными грунтами (3) и соответствующая ПФ 4 с илистыми грунтами имеют 19 общих видов. При этом ПФ 3 представляет несколько обедненный вариант ПФ 4 с коэффициентом общности, равным 70.3 %. ПФ 5 и 6, формирующиеся после спада воды, богаче и включают соответственно 44 и 46 видов, из которых общих 38. Большое видовое разнообразие этой пары ПФ по сравнению с ПФ 3 и 4 объясняется интенсивным развитием на осушенных грунтах малолетников — *Callitriche hermaphroditica*, *Elatine hydropiper*, *Juncus bufonius*, *Rumex maritimus*, *Ranunculus sceleratus*, *Bidens cernua*, *B. radiata*, *Sagina nodosa*. Особенностью флоры подобных экотопов на Рыбинском водохранилище является значительное развитие в отдельные годы *Carex bohemica* и в несколько меньшей степени *Eleocharis ovata*. Кроме того, для временно залитых прибрежий характерны *Potamogeton pectinatus*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Batrachium circinatum*. Коэффициент сходства этих флор высокий и составляет 73.0 %. Грунты Рыбинского водохранилища и озер сухонского водораздела Северо-Двинской водной системы, независимо от типа субстрата, оказываются бедными, чем и объясняется сходство этих ПФ. Это представляет региональ-

ную особенность водоемов центра и севера Европейской России. В южных районах различие может быть значительным. Общими для всех четырех ПФ являются *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Typha angustifolia*, *Equisetum fluviatile*, *Eleocharis palustris*, *Sagittaria sagittifolia*, *Persicaria amphibia*.

ПФ 3 и 4 довольно близки к ПФ 2, которая приурочена к стабильным прибрежьям с глубинами 90—0(10) см. Последняя соответствует группе формаций воздушно-водной растительности и включает *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Butomus umbellatus*, *Glyceria maxima* и др., всего 41 вид. Она достаточно хорошо ограничена от контактирующей ПФ 1, что видно на дендрограмме. Коэффициент сходства составляет лишь 40.0 %.

Более сложная картина в классе ПФ, приуроченных к болотным (гелофильным) экотопам. Четкую связь имеют только ПФ 10 и 13. Остальные показывают разную степень автономности. ПФ 10 и 13 соответствуют заболоченным и заболачивающимся прибрежьям. Число видов первой составляет 78, второй — 79. Общих видов 62, коэффициент сходства составляет 60.0 %. К этим парциальным флорам близка ПФ 11 старых сформировавшихся сплавин, включающая 47 видов. Сходство с ними достигается в основном за счет общих видов ПФ 11 и 13, обедненный вариант которых представляет ПФ 11. Сходство, однако, незначительное и в сравнении с заболоченными прибрежьями составляет 40.0 %. Таким образом, ПФ старых сформировавшихся сплавин довольно обособлена. Своеобразна ПФ урезов (7), включающая 30 видов и на дендрограмме примыкающая к ПФ 10, 13. Эта ПФ, как и предыдущая, довольно обособлена, хотя и не содержит характерных видов. По-видимому, ее специфика может быть выявлена на большом числе водоемов и на более обширной территории. Следующая, достаточно обособленная ПФ 12 (молодых сплавин) включает 22 вида. Она мало оригинальна, гетерогенна, почти не имеет характерных видов.

ПФ 8 занимает особое положение. Это прибойная литораль, включающая 15 видов. Специфических видов немного, но они весьма характерны — *Potamogeton pectinatus*, *P. gramineus*, *Eleocharis acicularis*.

С точки зрения распределения по спектру экотопов можно выделить 3 группы видов: высокоактивные, активные и малоактивные. Первая группа немногочисленная и включает растения, встречающиеся в 9 и более ПФ. К ним относятся *Phragmites australis* (в 11 ПФ), *Persicaria amphibia* (10), *Eleocharis palustris* (10), *Equisetum fluviatile* (10), *Sagittaria sagittifolia* (10), *Butomus umbellatus* (9), *Rorippa amphibia* (9), *R. palustris* (9). Среднеактивных видов (встречающихся в 5—7 флорах) — 26. *Scolochloa festucacea* (7), *Eleocharis acicularis* (7), *Potamogeton pectinatus* (6), *P. perfoliatus* (6), *P. lucens* (5) и др. Малоактивных видов большинство (119). При этом число видов, встречающихся в 3—4 ПФ, достигает 61, в 1—2 ПФ — 58. Наибольшую активность проявляет *Phragmites australis*, встречающийся в 11 из 13 ПФ. Однако позиции его по сравнению, например, с водоемами Украины заметно ослаблены. Экологический и ценотический ареал данного вида в Евразии приурочен к южной части степной, полупустынной и северной части лесостепной зон, где он занимает ряд других экотопов и продуцирует максимальную биомассу (Мяло, 1960). *Phragmites australis* заселяет огромные площади на так называемых «тростниковых» лугах и минеральных болотах на Украине, в южной Сибири и других районах. Через центр Европейской России проходит граница, где ценотические позиции ряда гидрофитов, например *Persicaria amphibia*, *Eleocharis palustris*, *Sagittaria sagittifolia*, *Butomus umbellatus*, меняются. Это выражается в сокращении числа ПФ, где встречаются тот или иной вид, площадей, жизненности и других показателей.

Метод ПФ раскрывает экотопологическую структуру и дифференциацию гидрофитной флоры. Он вносит новые представления о континууме между водной и наземной средами обитания сосудистых растений. Отмеченные 2 класса сходства, соответствующие водной в узком понимании и болотной (гелофильной) флоре, в то же время отражают основные направления экологической эволюции сосудистых растений, связанных с гидроморфным типом местообитаний. Переходная между водной и наземной сферами полоса обитания не играла сколько-нибудь значительной

роли в экологической эволюции растений, что было отмечено ранее (Краснова. 1996). Кроме того, использование метода ПФ дает возможность объективной оценки степени таксономического и эколого-ценотического разнообразия любой локальной гидрофитной флоры.

Работа выполнена в рамках программы «Биологическое разнообразие» (проект № 176).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гусарова И. С., Семкин Б. И. Сравнительный анализ флор макрофитов некоторых районов северной части Тихого океана с иепользованием теоретико-графовых методов // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 6. С. 781—789.

Заноха Л. Л. Опыт анализа парциальных флор сосудистых растений в подзоне южных тундр Таймыра // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 6. С. 925—932.

Катанская В. М. Высшая водная раетительность континентальных водоемов СССР. Л., 1981. 187 е.

Краснова А. Н. Гидрофильная флора техногенно трансформированных водоемов Европейской России (на примере Северо-Двинекой водной еистемы): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1996. 32 е.

Мяло Е. Г. К экологии прибрежно-водных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 75. Вып. 6. С. 92—98.

Смирнова-Гараева Н. В. Водная растительность Днестра и ее хозяйственное значение. Кишинев, 1980. 135 е.

Толмачев А. И. К методике сравнительно-флористического иееледования. Понятие о флоре в сравнительной флористике // Журн. Руе. бот. о-ва. 1931. Т. 16. № 1. С. 111—124.

Толмачев А. И. Методы еравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск, 1986. 196 с.

Федченко Б. А. Биология водных растений. М.; Л., 1925. 132 с.

Федченко Б. А. Высшие растения // Жизнь прееных вод. М.; Л., 1949. Т. 2. С. 311—338.

Холодный Н. Г. К вопросу о влиянии водной ереды на анатомичеекое строение водных растений // Рус. гидробиол. журн. 1924. Т. 3. № 1-2. С. 1—7.

Черепанов С. К. Соеудиетые растения Роееии и еопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Шенников А. П. Экология растений. М., 1950. 375 с.

Юрцев Б. А., Камелин Р. В. Основные понятия и термины флористики. Пермь, 1991. 80 с.

Юрцев Б. А., Семкин Б. И. Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 12. С. 1706—1718.

Hejný S. Ökologisehe Charakteristik der Wasser und Sumpflanzen in den Slovakischen Tiefebenen (Donau- und Teissgebiet). Bratislava, 1960. 487 S.

Hejný S. Über die Bedeutung der Sehwankungen des Wasserspiegels für die Charakteristik der Makrophytengesellschaften in den mitteleuropaisehen Gewassern // Preslia. 1962. Vol. 34. S. 359—367.

Институт биологии внутренних вод РАН
пос. Борок Ярославской обл.
E-mail: kuzmicz@ibiw.yaroslavl.ru

Получено 12 XI 1996

SUMMARY

The strueture of partial flora (PF) in natural and artifieial freshwater basins is analysed. On the basis of eeotopologic differentiation 13 PF types are distingished. Aeeording to a degree of similarity they form two elasses: an aquatie s.str. and boggy (gelophilous) flora. Their activity is determined according to their participation in PF eomposition. The PF method is a new one for the estimation of ecologieal and coenotic diversities of hydrophilous component of flora.

УДК 58.006 (575.1)

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 1

© Ж. В. Кузьмина, С. Е. Трешкин

ИЗМЕНЕНИЯ ВО ФЛОРЕ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЗАПОВЕДНИКА «БАДАЙ-ТУГАЙ» В СВЯЗИ С ИЗМЕНЕНИЕМ ГИДРОЛОГИЧЕСКОГО РЕЖИМА

J. V. KOUZMINA, S. E. TRESHKIN. THE MODERN STATUS OF FLORA AND VEGETATION OF THE «BADAY-TUGAY» RESERVATION AREA

Рассмотрены изменения во флоре и растительности единственного тугайного заповедника Узбекистана, расположенного на правом берегу Амударьи, в связи с изменением гидрологического режима из-за проблем Аральского моря. Установлены основные причины, последствия и диапазон деградации растнтельности и почв заповедника на основе сравнения данных полевых наблюдений разных периодов, намечены пути выхода из сложившейся ситуации.

Ключевые слова: заповедник «Бадай-Тугай», динамика флоры и растительности, тугаи, Узбекистан.

Заповедник «Бадай-Тугай» расположен на правом берегу Амударьи, в юго-западной части Каракалпакстана. Он был создан для сохранения типичных интразональных тугайных экосистем, которые в низовьях и дельте Амударьи к настоящему времени практически нигде уже не сохранились (Трешкин, Кузьмина, 1993). Ранее тугаи были характерны для 70 % территории низовьев Амударьи. Их площади сократились в результате зарегулирования стока Амударьи и сельскохозяйственного освоения пойменных земель. Сегодня древесно-кустарниковые тугаи занимают в дельте Амударьи лишь 3 % от потенциально возможной площади.

Бедность тугайной флоры отмечали многие исследователи. По данным Б. Б. Кербабаева (1954), флора тугаев среднего течения Амударьи, простирающихся южнее заповедника «Бадай-Тугай», насчитывала в 50-х гг. 96 видов растений, относящихся к 67 родам и 37 семействам. Флора древесных и кустарниковых тугаев низовьев Амударьи (без учета лугов и пастбищ) в конце 80-х гг. составляла 65 видов растений из 21 семейства и 47 родов (Трешкин, 1990). Среди видов, которые встречаются в тугаях, выделяют не более 40 типично тугайных растений (Майлун, 1973; Бахиев, 1985). Инвентаризацию флоры заповедника «Бадай-Тугай», образованного в 1973 г., провел Б. Шербаев (1980). Им было выявлено 167 видов высших растений, относящихся к 35 семействам и 120 родам. В этот список были включены также виды типичных пустынных и солончаковых местообитаний, такие как *Haloxylon persicum*, *Halocnemum strobilaceum*, *Anabasis eriopoda*, *Salsola orientalis*, *Gamanthus gamocarpus*, *Ferula assa-foetida*, *Schumannia karelinii* и др., распространенные только в охранной (так называемой буферной, составлявшей на 1981 г. 1362 га) зоне на территории пустыни, окружающей собственно заповедник. В пойменных (тугайных) местообитаниях (5929 га) из приведенного списка встречалось лишь 90 видов растений.

Уже при первом обследовании тугаев заповедника авторами в 1985 г. было отмечено значительное сокращение флористического списка по сравнению с серединой 70-х гг. Это связано в первую очередь с начавшимся антропогенным процессом ксерогалофитизации земель заповедника (табл. 1). После строительства Тахиаташской плотины у г. Нукуса в 1974 г. и Туямуюнской плотины в 1980 г. сток Амударьи сократился в 4—5 раз (рис. 1, *б*), а уровень воды в русле реки близ г. Нукуса упал в среднем на 3.5—4.5 м (рис. 1, *а*). Это незамедлительно понизило на несколько метров уровень грунтовых вод в пойме и дельте Амударьи. Поэтому начиная с конца 70-х гг. в низовьях Амударьи началось быстрое повсеместное усыхание крупнейших тугайных массивов, несмотря на то что период с 1966 по 1987 г. был для Амударьи многоводным (рис. 2).

Заповедник «Бадай-Тугай» расположен в 85 км южнее Тахиаташской плотины и в 130 км севернее Туямуюнской плотины. При этом основным губительным для

ТАБЛИЦА 1

Флористический список заповедника «Бадай-Тугай» по материалам обследования 1996 г.

№	Виды растений	ЖФ	РП	№	Виды растений	ЖФ	РП
1	*Aeluropus littoralis*	М	++	32	*Lycium ruthenicum*	К	+
2	*Alhagi pseudalhagi*	М	+++	33	*Phragmites australis*	М	+++
3	*Argusia sibirica*	М	+	34	*Plantago major*	М	+
4	*Armoracia rusticana*	М	+	35	*Polygonum argyrocoleum*	О	++
5	*Asparagus persicus*	М	+	36	*P. lapathifolium*	О	++
6	*Atriplex thunbergiifolia*	О	++	37	*Populus ariana*	Д	+++
7	*Bassia hyssopifolia*	О	+++	38	*P. pruinosa*	Д	++
8	*Bolboschoenus maritimus*	М	+	39	*Potentilla supina*	М	+
9	*Buglossoides arvensis*	О	++	40	*Rumex halacsyi*	О	+
10	*Calamagrostis dubia*	М	+	41	*Saccharum spontaneum*	М	+
11	*Chenopodium rubrum*	О	+	42	*Salix songarica*	Д	+
12	*Cirsium ochrolepideum*	М	+	43	*Salsola mutica*	О	+
13	*Clematis orientalis*	Л	++	44	*S. paulsenii*	О	+++
14	*Climacoptera aralensis*	О	+++	45	*Senecio subdentatus*	О	++
15	*Crepis praemorsa*	М	+	46	*Solanum nigrum*	О	+
16	*Cuscuta lehmanniana*	Л	+++	47	*Sphaerophysa salsula*	М	+
17	*Cynanchum sibiricum*	Л	+++	48	*Suaeda crassifolia*	О	++
18	*Digitaria sanguinalis*	О	+	49	*S. linifolia*	О	++
19	*Elaeagnus turcomanica*	Д	+	50	*S. microphylla*	П	+++
20	*Elymus multicaulis*	М	+++	51	*S. salsa*	О	+
21	*Erianthus ravennae*	М	+	52	*Tamarix hispida*	К	+++
22	*Glycyrrhiza glabra*	М	++	53	*T. laxa*	К	++
23	*Halimodendron halodendron*	К	++	54	*T. ramosissima*	К	+++
24	*Halostachys belangeriana*	К	+++	55	*Trachomitum scabrum*	М	+++
25	*Helichrysum arenarium*	М	+	56	*Tribulus terrestris*	О	++
26	*Imperata cylindrica*	М	+	57	*Triglochin palustre*	М	+
27	*Juncus soranthus*	М	+	58	*Tripolium vulgare*	С	+
28	*Karelinia caspia*	М	+++	59	*Typha laxmannii*	М	++
29	*Lactuca tatarica*	М	+	60	*Xanthium strumarium*	О	+
30	*Lepidium obtusum*	М	+	61	*Zygophyllum oxianum*	М	++
31	*Limonium otalepis*	М	++				

Примечание. Жизненные формы (ЖФ): Д — дерево, К — кустарник, М — многолетние травы, П — полукустарнички, С — двулетние травы, О — однолетние травы, Л — лианы. Распространение (РП): «+» — рассеянное, «++» — встречается в значительном количестве, «+++» — образует заросли.

экосистем фактором является плановый отбор воды на орошение из Амударьи в ее верхнем и среднем течении, а также функционирование Туямуюнского водохранилища, поскольку еще до его ввода в строй на этом участке реки суммарный водозабор составлял 500—800 м³/с, т. е. более 30 % месячного расхода реки. Все же нужно признать, что сегодня земли заповедника находятся в более благоприятных обводнительных условиях, чем тугаи в дельте Амударьи, испытывающие влияние 2 плотин и возрастающего водозабора огромного сельскохозяйственного региона дельты.

За прошедшие 11 лет со времени первого обследования авторами флоры заповедника «Бадай-Тугай» не произошло значительного изменения флористического состава в тугаях заповедника. Небольшое изменение видового списка произошло за счет внедрения сорных и рудеральных видов, главным образом ксеромезофитов. Из видов, не отмеченных в 1985 г., но известных в середине 70-х гг. (Шербаев, 1980), в 1996 г.

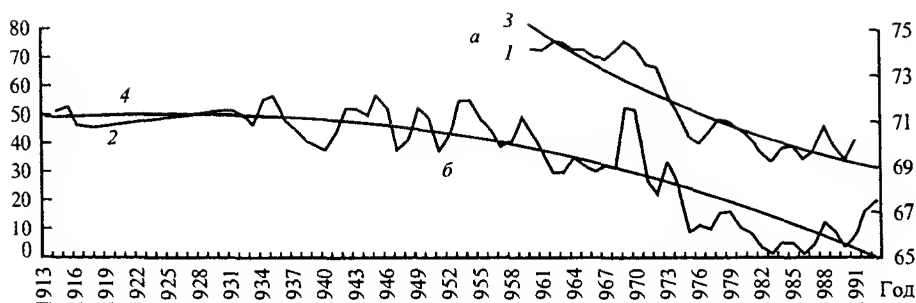


Рис. 1. Изменение среднегодовых стока (*а*) и уровня воды (*б*) в низовьях Амударьи за последние 80 лет (по данным гидропоста близ г. Нукус).

1 и *2* — двухгодичные скользящие средние значения, *3* и *4* — полиномиальные тренды 2-го порядка. По оси абсцисс — года; по осям ординат: слева — сток, км³/год, справа — уровень воды, м.

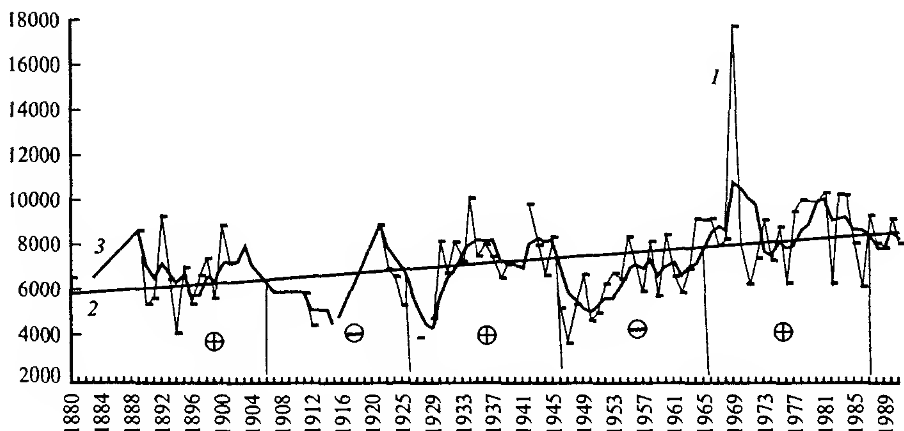


Рис. 2. Периоды водности на основе многолетних изменений максимальных значений расходов в среднем течении р. Амударьи по посту г. Чарджоу (1880—1991 гг.).

1 — годовые максимальные расходы, *2* — линейный тренд, *3* — четырехпериодная скользящая средняя, ⊕ — период повышенной водности реки, ⊖ — период пониженной водности реки. По оси абсцисс — года; по оси ординат — расход воды, м³/с.

вновь были встречены *Rumex halacsyi*, *Plantago major*, *Xanthium strumarium* (названия здесь и далее по: Черепанов, 1995). В то же время в 1996 г. зафиксированы не встречавшиеся ранее на территории заповедника виды *Crepis praemorsa*, *Helichrisum arenarium*, *Buglossoides arvensis*, *Triglochin palustre*, *Tribulus terrestris*, *Tripolium vulgare*, *Armoracia rusticana*, *Polygonum argyrocoleum*. По сравнению с серединой 70-х гг. в тугаях заповедника полностью исчезли многие виды, в основном мезофиты: *Salix wilhelmsiana*, *S. excelsa*, *Rumex marschallianus*, *Lotus frondosus*, *Melilotus albus*, *Convolvulus arvense*, *Plantago lanceolata*, *Rorippa palustris*, *Butomus umbellatus*, *Typha minima*, *Elytrigia repens*, *Anisantha tectorum*, *Cutandia memphitica*, *Polypogon monspeliensis*, *Calamagrostis pseudophragmites*, *Echinochloa oryzoides*, *Acroptylon repens*, *Taraxacum bicorne*, *T. comitans*, *Paramicrorhynchus procumbens*, *Artemisia tournefortiana*, *Hypecoum parviflorum*, *Lepidium ruderale*, *Hyoscyamus pusillus* и др.

Как и прежде, тугаи «Бадай-Тугая» представляют собой достаточно маловидовые сообщества с минимальным участием в их составе видов однолетних трав и практически с полным отсутствием полукустарников и кустарничков (рис. 3, *а*). При этом в общем флористическом списке «Бадай-Тугая» деревья и кустарники составляют 17 %, травы многолетние — 45 %, однолетние травы, встречающиеся в тугаях эпизодически и в минимальном обилии, — 32 %. Распределение по жизненным

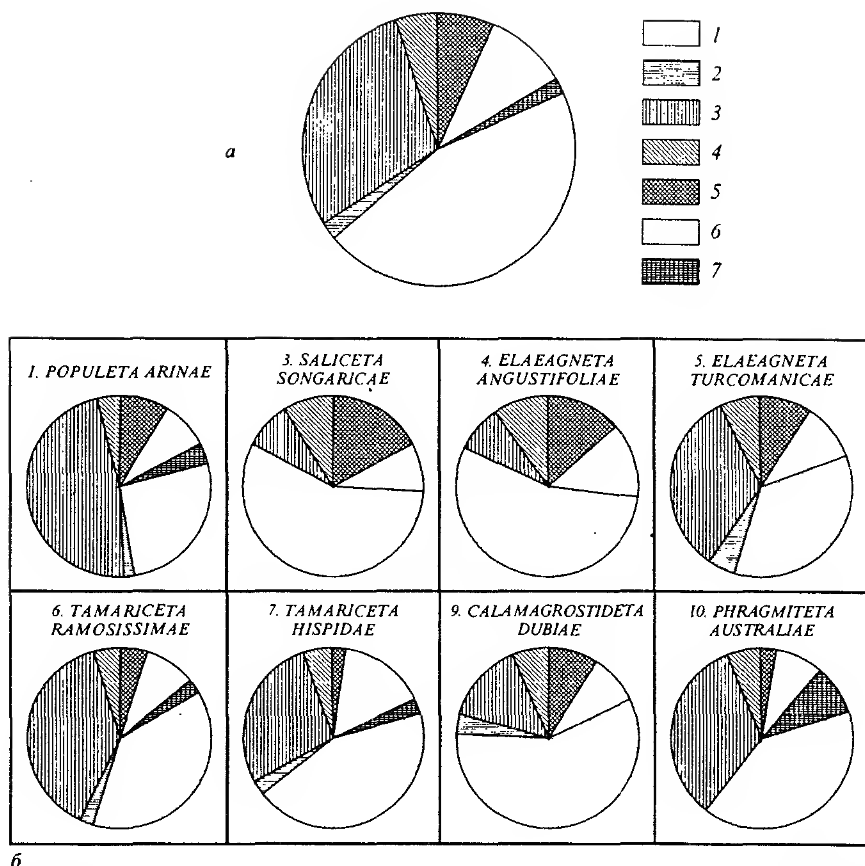


Рис. 3. Распределение по жизненным формам флоры: *а* — заповедника «Бадай-Тугай» (по результатам обследования 1996 г.), *б* — основные формации тугайной растительности дельты Амударьи (по материалам работ Aral/Sea Projekt 1993—1997).

Номера формаций соответствуют классификации растительности дельты Амударьи (Кузьмина, 1997а). *1* — многолетние травы; *2* — двулетние травы; *3* — однолетние травы; *4* — лианы, *5* — деревья, *6* — кустарники, *7* — полукустарнички.

формам полностью соответствует таковому в тугайной флоре дельты Амударьи (рис. 3, *б*) (Кузьмина, 1997а).

Виды, слагающие тугайные сообщества заповедника «Бадай-Тугай», и эдификаторы этих сообществ относятся большей частью к типичной тугайной флоре, берущей начало от третичной флоры, распространенной по азиатским берегам древнего моря Тетис (табл. 2). Распределение видов заповедника по типам ареалов полностью отражает таковое во всей флоре Каракалпакии, а также в тугаях дельты Амударьи (Ережепов, 1978; Трешкин, 1990). Значительная доля видов «Бадай-Тугая» относится к элементам, связанным с областью древнего Средиземья (36 %). Большое участие (около 40 %) видов туранского происхождения подчеркивает автохтонный характер флоры и сообществ заповедника, как одного из репрезентативных тугайных участков низовьев Амударьи.

Кластерный анализ геоботанических описаний, выполненных авторами в разное время на 500-метровом профиле, заложенном перпендикулярно берегу Амударьи в квартале № 10 (рис. 4, *а—в*), подтвердил основное направление динамики фитоценозов — ксерогалофитизацию растительности заповедника. Статистическая обработка описаний выполнялась с использованием программы ECOL, переход к числовой оценке обилия видов растений производился по разработанной нами шкале (табл. 3),

ТАБЛИЦА 2

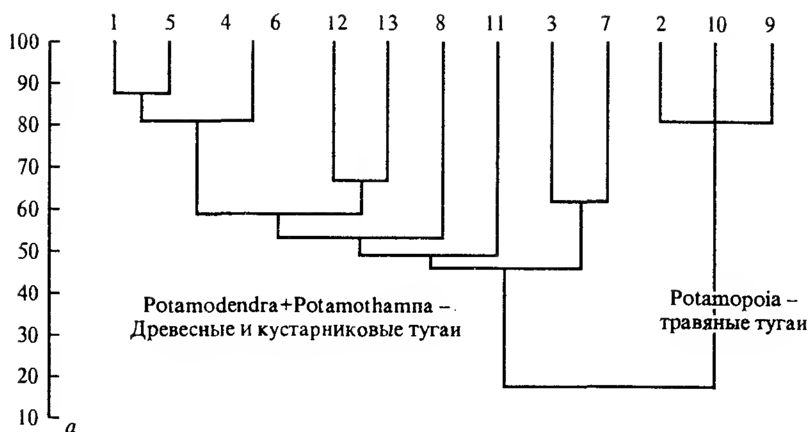
Распределение флоры заповедника «Бадай-Тугай» по типам ареалов

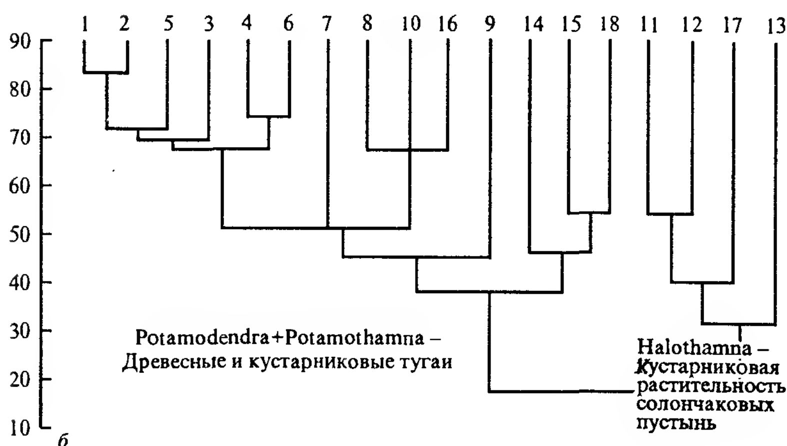
№ п/п	Тип ареала	Число видов	
		шт.	%
1	Европейско-Восточно-Средиземноморский	2	3.28
2	Восточно-Средиземноморский	2	3.28
3	Восточно-Средиземноморско-Ирано-Туранский	3	4.92
4	Восточно-Средиземноморско-Палеотропический	2	3.28
5	Древнесредиземноморско-Центральноазиатский	1	1.64
6	Понтическо-Восточно-Средиземноморский	1	1.64
7	Понтическо-Восточно-Средиземноморско-Центральноазиатский	2	3.28
8	Понтическо-Турано-Джунгарский	1	1.64
9	Средиземноморско-Ирано-Туранский	5	8.2
10	Средиземноморско-Туранский	2	3.28
11	Средиземноморско-Палеарктический	1	1.64
	ВСЕГО ПО ОБЛАСТИ ДРЕВНЕГО СРЕДИЗЕМЬЯ	22	36.08
12	Ирано-Туранский	11	18.03
13	Сарматский	1	1.64
14	Сармато-Туранский	2	3.28
15	Среднеазиатский	2	3.28
16	Туранский	5	8.2
17	Турано-Монгольский	2	3.28
18	Турано-Центральноазиатский	1	1.64
19	Центральноазиатский	1	1.64
	ВСЕГО АВТОХТОННЫХ	25	40.99
20	Палеарктический	9	14.75
21	Голарктический	3	4.91
22	Космополитический	2	3.27
	ВСЕГО	61	100

Примечание. Названия типа ареала взяты из работ С. Е. Ережепова (1978), Дж. Курбанова (1988).

которую можно использовать для обработки имеющихся геоботанических описаний исследователей разных научных школ. Если в 1985 г. пониженные участки в пойме Амударьи были заняты травяными тугаями (рис. 4, *а*), то спустя 11 лет в результате обсыхания поймы и засоления земель они сменились солончаковой растительностью (рис. 4, *б*). В то же время кластерный анализ только древесно-кустарниковых сообществ «Бадай-Тугая» уже на уровне 37 % сходства по коэффициенту Сьеренсена—Чекановского выявляет различия 2 ценотипов: Potamothamna (кустарниковые тугаи) и Potamodendra (древесные тугаи), а при 39—42 % сходства четко выявляются наиболее характерные формации тугайной растительности (рис. 4, *в*), характерные не только для заповедника, но и для всей дельты Амударьи (Кузьмина, 1997б). При этом внутри наиболее широко представленной формации туранговых тугаев (Populeta arianae) четко выявляются 3 группы сообществ: со значительным участием лоха (рис. 4, *в*; участки 67, 15, 16), чистые туранговники (рис. 4, *в*; участки 8, 9, 12, 10, 11, 13) и сильно деградированные древостои — опустыненные тугаи (рис. 4, *в*, участки 14, 19).

Как и в предыдущие годы, в заповеднике сохраняется основная тенденция в распределении сообществ. В связи с отсутствием паводкового затопления на территории заповедника с момента его образования (1973 г.) вплоть до 1998 г., когда впервые его площади были залиты водами летнего катастрофического паводка, минимальные площади здесь приходятся на ивовые и лоховые тугаи, крайне редко





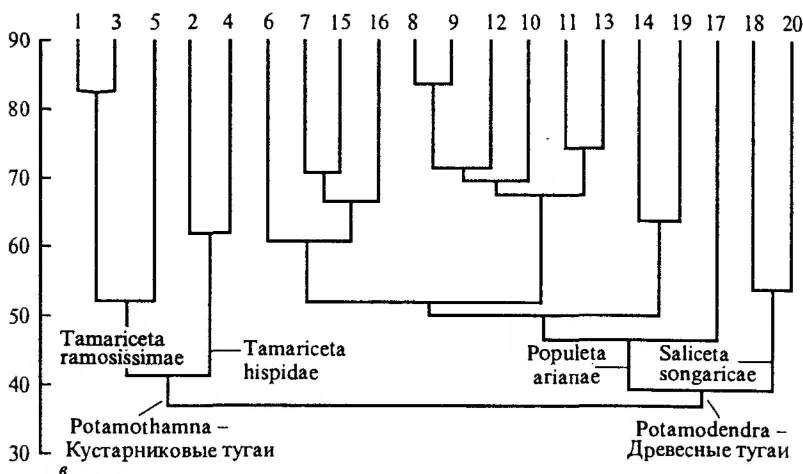


Рис. 4. Кластерный анализ растительных сообществ заповедника «Бадай-Тугай» по данным обследования разных лет.

а — 1985 г.; *б* — 1996 г.; *в* — совмещенный анализ 1985 и 1996 гг. без учета травяных тугаев и сообществ солончаковых пустынь. По оси абсцисс — номера участков; по оси ординат — значения коэффициентов сходства Съеренсена-Чекановского.

ТАБЛИЦА 3

Соотношение шкалы оценки баллами с другими шкалами обилия видов

Баллы	Шкала Друде (1953) для трав: Обозначение	Шкала Друде (1953) для трав: Характеристика обилия	Число экземпляров кустарников и деревьев (особей) по Кузьминой, Трешкину (1989)	Условная шкала для кустарников и деревьев из научной литературы по Средней Азии	Шкала обилия Браун-Бланке с дополнениями В. Б. Голуба: Шкала	Шкала обилия Браун-Бланке с дополнениями В. Б. Голуба: Проективное покрытие вида, %
1	Un (unicum)	В единственном экземпляре	1—3	Un—Sol	1	< 1
2	Sol (solitarie)	Единично	4—7	$Sp—Sp_1$	2	1—5
3	Sp (sparsae)	Рассеянно	8—13	$Sp\ gr—Sp_2$	3	6—15
4	Cop_1 (copiose)	Довольно обильно	14—20	$Sp_3—Cop_1$	4	16—25
5	Cop_2 (copiose)	Обильно	21—40	Cop_2	5	26—50
6	Cop_3 (copiose)	Очень обильно	41—60	Cop_3	6	> 50

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Баллы	Шкала обилия Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964): Обозначения	Шкала обилия Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964): Характеристика обилия		Шкала обилия Браун-Бланке с дополнениями J. Schrautzer (Schrautzer, Wiebe, 1993): Значение	Шкала обилия Браун-Бланке с дополнениями J. Schrautzer (Schrautzer, Wiebe, 1993): Проективное покрытие вида, %
1	r	1 экз., очень спорадически		r	< 5
	+	2—5 экз. с проективным покрытием < 5 %		+	> 5—< 10
	1	6—50 экз. с проективным покрытием < 5 %			
	2m	Более 50 экз. с проективным покрытием < 5 %			
2	2a	Без учета числа видов с проективным покрытием, %	5—15	I	> 10—< 20
3	2b		16—25	II	> 20—< 40
4	3		26—50	III	> 40—< 60
5	4		5—75	IV	> 60—< 80
6	5		76—100	V	> 80

встречаются вейниковые сообщества (*Calamagrostis dubia*). При этом в заповеднике нет сформировавшихся ивовых тугаев, о которых писали Н. П. Граве (1936) и И. Я. Зактрегер (1927). Здесь лишь кое-где, по оголившемуся руслу и по намытым песчаным косам Амударьи, встречаются молодые пионерные стадии сообществ *Salix songarica*. Из-за отсутствия паводков, сильного меандрирования русла реки и интенсивного поедания подроста ивы бухарскими оленями у ивовых тугаев практически нет шансов к восстановлению. По сути дела заповедник «Бадай-Тугай» в современном его виде уже далек от эталона тугайных экосистем, для сохранения которых он и был создан. Катастрофическое понижение среднегодового уровня воды в низовьях Амударьи за последние 25 лет (рис. 1), а также интенсивное постоянное засоление используемых и вводимых в строй новых сельскохозяйственных земель (Жолыбеков, 1991; Кузьмина, Трешкин, 1997) привели к повсеместному вырубанию оставшихся тугайных массивов даже в пределах водоохранной зоны. Вместе с тем для огромного пустынного региона дельты Амударьи, а также для всего нижнего течения реки заповедник «Бадай-Тугай» остается последним целым лесным массивом, простираю-

щимся на 17.5 км вдоль правого берега Амударьи полосой в 1.5—2 км, в котором обитают многие, ставшие сегодня редкими для низовьев Амударьи животные и птицы.

Проведенное в 1996 г. комплексное обследование территории «Бадай-Тугая» с закладкой и подробным описанием почвенных шурфов и 10 опорных разрезов глубиной более 3.5 м, с бурением до грунтовых вод по профилю и в различных биогеоценозах позволило установить, что сегодня уровень безнапорных грунтовых вод (УГВ) в лесной части заповедника колеблется в меженный период от 2.0 м на песчаных островах (в ныне обсохшем русле) до 3.1—4.5 м на берегу реки (в бывшей пойменной части Амударьи), в то время как в период организации заповедника (1973—1976 гг.) меженный УГВ пойменных лесов составлял 1.5—2 м (Бакланов и др., 1980). Таким образом, с середины 1970-х гг. до настоящего времени меженный УГВ на облесенной площади заповедника понизился в 2 раза, способствуя усилению процесса ксерогалофитизации тугайных земель. Территория заповедника практически вышла из поемного режима, а почвы бывшей поймы под погибающими древесными тугаями в разной степени засолены и изменяются в сторону зональных автоморфных вариантов почв. Так, почвы под гребенщиково-туранговыми тугаями с участием *Populus ariana* и *Tamarix ramosissima* в первой метровой толще были засолены до сильной (солончаковой) степени — 1.09—1.32 %,[1] во второй — до средней степени (0.86—0.98 %), в третьей — до 0.2—0.85 % и лишь начиная с 3.5-метровой глубины достигали наименьшего засоления (0.12 %). Почвы под туранговыми тугаями (*Populus ariana*) в первом метре от поверхности имели среднюю степень засоления (0.63—0.98 %), во втором метре достигали значений 0.11—0.42 % (незасоленные-слабозасоленные почвы) и лишь в третьем метре были абсолютно незасолены (0.04—0.08 %). При этом в смешанных турангово-петтовых и петтовых сообществах (*Populus ariana* + *P. pruinosa*, *P. pruinosa*) засоление в первой метровой толще было несколько выше (1.18—1.57 %), достигая сильной (солончаковой) степени, что еще раз подтвердило правильность определения формации петты в общей схеме динамики растительности дельты Амударьи как распространенной на более засоленных почвах (Novikova, Kust, Kuzmina et al., 1998). На солончаках под солончаковой растительностью (*Halostachys belangeriana* + *Tamarix hispida*) средневзвешенное количество солей в первом метре достигало сильной и очень сильной степеней засоления — (1.6—4.5 %, доходя в поверхностном горизонте 0—10 см от 9.25 до 23.36 %), во втором метре — сильной степени (1.5 %) и в третьем метре — средней степени (0.5 %). Наименее засоленные почвы распространены под молодыми ивовыми сообществами *Salix songarica*: 0.09 % — в первой метровой толще и 0.05 % — во второй метровой толще.

Состояние экосистем, и в частности основных лесообразующих пород заповедника (*Populus ariana*, *P. pruinosa*, *Elaeagnus turcomanica*), более чем неудовлетворительное. Сильное засоление почв, а также стабильно сниженный УГВ в вегетационный период приводят к ослаблению жизненности популяций основных эдификаторов тугайных экосистем. В результате этого более 80 % древостоев заповедника, а местами до 100 % (кварталы № 9, 14), включая молодые порослевые тугаи, формирующиеся на месте гарей и браконьерских вырубок, подвержены сердцевинной гнили. У более чем 50 % насаждений наблюдается суховершинность.

К наиболее редким в заповеднике сегодня относятся такие типично тугайные виды растений, как *Salix songarica*, *Erianthus ravennae*, *Imperata cylindrica*, *Saccharum spontaneum*, *Asparagus persicus*, *Shaerophysa salsula*, а также виды иного генезиса: *Potentilla supina*, *Tripolium vulgare*, *Rumex halacsyi*, *Armoracia rusticana*, *Helichrisum arenarium*, *Triglochin palustre*, *Bolboschoenus maritimus*, *Digitaria sanguinalis*, *Cirsium ochrolepideum*, *Plantago major* (табл. 1).

Из-за высокого засоления почв в лесных и кустарниковых сообществах очень слабо развит травяной покров. Проективное покрытие трав, несмотря на значительное

---

[1] Расчет средневзвешенного засоления почв проводился на основе 7—12 значений плотного (сухого) остатка для горизонтов различной глубины в пределах каждого метра, отдельно для каждого шурфа и опорного разреза.

осветление в тугаях за счет рубок и сухостоя, как правило, не бывает выше 30 %, в травяном ярусе в малом обилии обычно присутствуют солеустойчивые и галофитные виды растений (*Aeluropus littoralis*, *Sphaerophysa salsula*, *Glyzyrrhiza glabra*, *Leymus multicualis*, *Suaeda salsa*, *Karelinia caspica*). Из-за браконьерской пастьбы скота и значительной концентрации бухарских оленей на довольно малой лесной площади заповедника весь древесный подрост на вновь образующихся песчаных косах вдоль русла реки, а также порослевое возобновление в перестойных древостоях сразу же после спада воды в реке начинает интенсивно уничтожаться животными.

По данным заповедника, в настоящее время (начало 1999 г.) на лесопокрытой площади в 4053 га насчитывается от 80 до 100 особей бухарского оленя. Плотность животных в заповеднике превышает допустимую более чем в 2 раза (учитывая только рассчитанную норму — 100 га на одну особь).

Таким образом, сохранение имеющегося поголовья оленей, а также в равной степени полноценных древесных тугаев требует увеличения площадей заповедника как минимум в 2 раза.

При обследовании тугаев заповедника «Бадай-Тугай» в 1985—1996 гг. нами был выявлен 61 вид высших растений (табл. 1), относящихся к 24 семействам и 54 родам. Сравнительный анализ видового состава растений заповедника «Бадай-Тугай» с пойменной и пустынной флорами засушливых областей Евразии (бассейны Каспия, Арала) и Африки, которые принадлежат области Древнего Средиземья, позволяет сделать вывод об их значительном сходстве (рис. 5). Несмотря на интразональный характер растительности, флористический список заповедника (рис. 5), по спектру из первых четырех семейств, в настоящее время более всего близок к пустынной флоре Турана (Быков, 1978). Обращает на себя внимание существенное снижение в тугаях заповедника доли сем. *Brassicaceae*, входящего в первую пятерку во всех флорах, кроме дельты Самура, и сем. *Boraginaceae*. Это связано в первую очередь с направлением и скоростью основного процесса динамики в пойме Амударьи — ксерогалофитизацией, сопровождающейся плавным снижением УГВ и накапливающимся засолением в почвах (Кузьмина, 1993; Кузьмина, Трешкин, 1997; Novikova et al., 1998).

Поскольку в заповеднике «Бадай-Тугай» не наблюдается быстрого процесса ксерофитизации с резким снижением УГВ (до 5—9 м) без увеличения засоления в почвах, как это имеет место в дельте Амударьи (Кузьмина, Трешкин, 1997), здесь незначительна и доля однолетних эфемеровых трав, значительно увеличивающих вес семейств *Brassicaceae* и *Boraginaceae* в общем списке пойменных и пустынных флор (рис. 5). В то же время во флористическом списке заповедника, так же как и во флоре дельты Амударьи, повышена доля семейств *Tamaricaceae* и *Salicaceae*, которые в других флорах не входят даже в первую десятку.

Увеличение веса сем. *Polygonaceae* (5 место) по сравнению с флорами пойм и дельт рек Урала, Самура, Атрека, Египта (рис. 5) еще больше подчеркивает сходство флористического списка «Бадай-Тугая» с пустынной флорой Турана (6 место; Быков, 1978). Значительное разнообразие сем. *Polygonaceae* в группе дельт Амударья, Мургаб, Теджен (где оно лидирует в первой тройке) считается отличительной чертой этого внутреннего континентального региона (Новикова, 1997).

Таким образом, некоторые отличия семейственного спектра флористического списка тугаев «Бадай-Тугая» как от пойменной, так и от пустынной флор отдельных регионов области Древнего Средиземья указывают на нестабильный характер флоры заповедника, растительность которого находится в активном сукцессионном процессе.

Такое положение еще более подчеркивает необходимость организации комплексного мониторинга на базе заповедника, поскольку изменениям подвержен не только растительный и почвенный покров территории, но также и весь фаунистический комплекс заповедника.

Состояние растительного и почвенного покрова 96 % территории заповедника «Бадай-Тугай» при пагубном влиянии внешнего по отношению к заповеднику дестабилизирующего фактора (сокращение стока Амударьи) требует принятия неза-

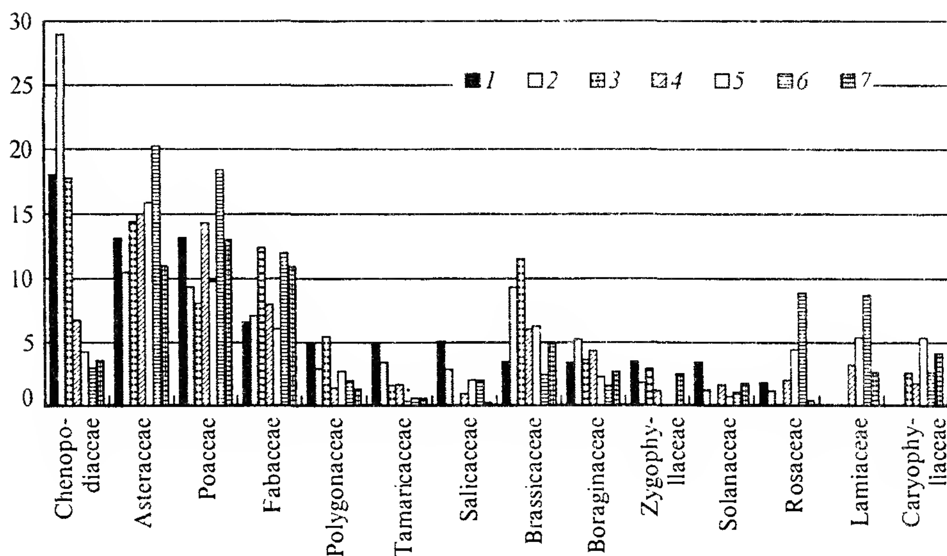


Рис. 5. Сравнение спектра семейств видового состава растений заповедника «Бадай-Тугай» (*1*) с флорами других районов.

2 — дельта Амударьи (тугайные и солончаковые местообитания); *3* — пустыни Туранской низменности (Быков, 1978), *4* — пойма и дельта бассейна Атрека, Юго-Восточный Каспий (Кузьмина, 1997б), *5* — пойма реки Урал, Северный Каспий (Агелеуов, 1987), *6* — дельта реки Самур, Западный Каспий (Новикова, Полянская, 1994), *7* — Египет, Восточное Средиземье (Boulos, 1995). По оси абсцисс — семейства флоры; по оси ординат — доля семейств во флоре, %.

медлительных мер по его спасению как последнего целого тугайного массива низовьев Амударьи. В первую очередь необходимо создать условия искусственного ежегодного затопления территории «Бадай-Тугая» для поддержания жизненности биоценозов и активизации процесса рассоления почв под тугаями. Это тем более важно, поскольку этот заповедник может остаться единственным репрезентативным участком для всей территории Туранской низменности. Так, сегодня практически полностью потеряны равнинные тугаи пойм Сырдарьи, Атрека, Теджена и Мургаба. Чрезвычайно неудовлетворительно состояние тугайных массивов также в «Амударьинском тугайном» (50 000 га) и «Кызылкумском» (3895 га) заповедниках, где основу составляют кустарниковые гребенщиковые тугаи и молодые опустынивающиеся туранговые. В связи с военными действиями в Таджикистане серьезно пострадал заповедник «Тигровая балка» (47 409 га), который еще совсем недано был наиболее представительным из всех тугайных заповедников.

В связи с ситуацией в низовьях Амударьи необходима организация заповедных территорий различного статуса охраны по всей пойме и дельте Амударьи, особенно в верховьях, где расположены горные варианты тугаев, как это сделано в Европе для пойменных лесов рек Рейна, Эльбы, Дуная. Кроме того, целесообразно рекомендовать правительствам стран Центральной Азии использовать опыт ЮАР с целевой приватизацией тугайных земель для организации заповедников и национальных парков с полным сохранением аборигенных видов флоры и фауны.

Выводы

В результате исследований было выявлено своеобразие флоры и растительности заповедника по сравнению с пойменными флорами других засушливых регионов Древнего Средиземья и сохраняющуюся репрезентативность заповедника «Бадай-Тугай» по интразональной флоре и растительности пустынь Турана.

Установлено возросшее с начала 1980-х гг. дестабилизирующее влияние на экосистемы заповедника общего сокращения водности Амударьи; заглубление УГВ в

среднем по заповеднику на 2 м от первоначального уровня; увеличение средневзвешенного засоления почв под древесными тугаями в первом метровом слое до 0.6—1.5 %, во втором метровом слое до 0.4—0.8 %, в третьем метровом слое до 0.1—0.4 %.

Отмечаются неудовлетворительное состояние лесного фонда заповедника; редукция популяций многих типичных тугайных видов растений; наличие сукцессионного процесса в растительности, отражающееся также в характере флоры заповедника; сокращение флористического списка тугаев заповедника в 1.5 раза по сравнению с концом 70-х гг. за счет выпадения видов мезофитной природы; увеличение площадей солончаковой растительности и редукция гидроморфных ценотипов.

Предлагаются создание искусственных условий затопления и увеличение площадей резервата для предотвращения полной гибели заповедника «Бадай-Тугай».

Работа выполнена при поддержке проекта ЮНЕСКО BMFT Aral (Sea Project 509) RAS 41.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агелеуов Е. А. Флора поймы реки Урал. Алма-Ата, 1987. 103 с.

Бакланов Д. М., Полищук П. С., Степанов Б. Н. Организация и ведение лесного хозяйства госзаповедника «Бадай-Тугай». Ташкент, 1982. 332 с.

Бахиев А. Б. Экология и смена растительных сообществ низовьев Амударьи. Ташкент, 1985. 192 с.

Быков Б. А. Общий анализ флоры пустынь Туранской низменности // Структура и продуктивность растительности пустынной зоны Казахстана. Алма-Ата, 1978. С. 3—8.

Граве Н. П. Тугайные джунгли низовьев Амударьи. М., 1936. 78 с.

Ережепов С. Е. Флора Каракалпакии, ее хозяйственная характеристика, использование и охрана. Ташкент, 1978. 298 с.

Жолыбеков Б. Изменение почвенного покрова приморской дельты Амударьи при аридизации. Нукус, 1991. 130 с.

Зактрегер И. Я. Тугайные леса нижнего течения реки Амударьи. М., 1927. 21 с.

Кербабаев Б. Б. Джингильная растительность поймы Амударьи // Тр. Ин-та биологии АН ТССР. Сер. бот. Ашхабад, 1954. Т. 1. С. 22—74.

Кузьмина Ж. В. Динамика растительности речных пойм сухих субтропиков Туркменистана и вопросы ее охраны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1993. 24 с.

Кузьмина Ж. В. Классификация растительности дельты Амударьи // Бот. журн. М., 1997а. № 1. С. 86—101.

Кузьмина Ж. В. Сохранение генетического разнообразия флоры пойм Юго-Западного Туркменистана // Аридные экосистемы. 1997б. № 5. С. 102—117.

Кузьмина Ж. В., Трешкин С. Е. Засоление почв и динамика пойменной—тугайной растительности (на примере регионов Юго-Восточного Прикаспия и Приаралья) // Почвоведение. М., 1997. № 6. С. 726—734.

Курбанов Дж. Конспект флоры западных низкогорий и среднегорий Копетдага (Северо-Западный Копетдаг и другие низкогорья Западной Туркмении). Ашхабад, 1988. 257 с.

Майлун З. А. Тугайская растительность // Растительный покров Узбекистана. Т. 2. Ташкент, 1973. С. 303—375.

Новикова Н. М. Принципы сохранения ботанического разнообразия дельтовых равнин Турана: Дис. в форме науч. докл. ... д-ра геогр. наук. М., 1997. 104 с.

Новикова Н. М., Полянская А. В. Самурские лиановые леса: проблема сохранения биоразнообразия в условиях развивающегося водного хозяйства. М., 1994. 150 с.

Трешкин С. Е. Структура и динамика древесно-кустарниковых сообществ тугайных лесов низовьев Амударьи в связи с антропогенным воздействием: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1990. 23 с.

Трешкин С. Е., Кузьмина Ж. В. Структура древесно-кустарниковых тугаев низовьев Амударьи // Вестн. КК ФАН УзССР. 1989. № 4. С. 35—39.

Трешкин С. Е., Кузьмина Ж. В. Современное состояние пойменных лесных экосистем рек Амударьи и Сумбара в связи с антропогенным воздействием // Проблемы освоения пустынь. Ашхабад, 1993. № 2. С. 14—19.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.
Шербаев Б. Ш. Флористический состав Бадайтугайского заповедника // Вестн. КК ФАН УзССР. № 4. Нукус, 1980. С. 45—47.
Boulos L. Flora of Egypt. Al Hadara Publishing, Cairo, Egypt, 1995. 283 p.
Novikova N. M., Kust G. S., Kuzmina J. V. et al. Contemporary plant and soil cover changes in the Amu-Dar'ya and Syr-Dar'ya river deltas // Ecological research and monitoring of the Aral Sea deltas. UNESCO Aral Sea Project. Paris, 1998. P. 55—80.
Schrautzer J., Wiebe C. Geobotanische Charakterisierung und Entwicklung des Gruenlandes in Schleswig-Holstein // Phytocoenologia, 22(1). Berlin; Stuttgart, 1993. S. 105—144.
Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. 3 Aufl. Wien, 1964. 865 S.

Институт водных проблем РАН
Москва
Институт биоэкологии АН РУз
Нукус

Получено 25 XI 1999

SUMMARY

The changes in flora and vegetation in a single tugay nature reservation of Uzbekistan on a right bank of Amudarya river and which are greatly affected by Aral crisis are described. The main reasons, consequences and range of vegetation and soil degradation in the reservation are estimated basing on field investigations during different periods of time. The ways out of contemporary status are proposed.

УДК 582.264.12:576.31

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 1

© Т. В. Седова

СРАВНИТЕЛЬНО-ЦИТОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ. XI. НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ МИТОЗА *CHLAMYDOMONAS* ГРУППЫ *CHLOROGONIELLA* (*CHLAMYDOMONADACEAE, CHLOROPHYTA*)

T. V. SEDOVA. COMPARATIVE CYTOLOGICAL STUDY OF UNICELLULAR GREEN ALGAE. XI. SOME PECULIARITIES OF MITOSIS IN *CHLAMIDOMONAS*, GROUP OF *CHLOROGONIELLA* (*CHLAMIDOMONADACEAE, CHLOROPHYTA*)

Неделящиеся ядра у *Chlamydomonas minutissima*, *C. asymmetrica*, *C. oblonga* из группы *Chlorogoniella* имеют округлую форму, диаметр от 1.5 до 2.5 мкм и сложный хромоцентрический тип организации. Сходство митоза выражается в характере локализации ядра, однотипном поведении ядрышка, появлении в конце профазы особой светлой зоны, в которой располагаются мелкие хромосомы. Особенности митоза проявляются в своеобразии конденсации хроматина в профазе, степени дифференциации прямого конусовидного веретена, продолжительности существования межзонального веретена. Кариотипы *C. minutissima* ($n \sim 10$), *C. asymmetrica* ($n \sim 9$) и *C. oblonga* ($n = 7$) отличаются не только по числу хромосом, но и по их форме и размерам.

Ключевые слова: *Chlamydomonas*, ядро, митоз, хромосомы.

Группа *Chlorogoniella* рода *Chlamydomonas* включает свыше 80 видов с пристенным сплошным или рассеченным хлоропластом и латерально расположенным пиреноидом. Ядро локализуется более или менее в центре клетки или слегка смещается к периферии. Таксоны этой группы кариологически ранее не исследовались.

Цель статьи, продолжающей серию работ по кариологическому изучению представителей различных групп *Chlamydomonas*, — подробное описание митоза и кариотипа у *C. minutissima*, *C. asymmetrica* и *C. oblonga* из группы *Chlorogoniella*.

Материал и методика

Объекты настоящего исследования — штаммы 27.72 и 28.72 *C. minutissima* Korschikoff, 11.41 *C. asymmetrica* Korschikoff и 37.72 *C. oblonga* Pringsheim (= *C. minuta* Pringsheim) из коллекции водорослей Геттингенского университета, которые любезно предоставлены доктором U. Schlösser. Детали выращивания (на агаризованной среде М 12), подготовки к фиксации (относительная синхронизация ядерных делений регулированием светового режима), фиксации и окраски материала (для светового микроскопа хром—уксусная смесь в соотношении 100 : 1 и гематоксилин Гарриса, для электронного — глютаровый альдегид на жидкой среде М 12 и осмиевая кислота) изложены ранее (Седова, 1998а). Неделящиеся ядра исследовались в световом и электронном микроскопах, митоз — в световом микроскопе с апохроматическим объективом масляной иммерсии ×90 (ап. 1.3) и зеленым фильтром, подсчет числа хромосом производился с оранжевым фильтром.

Результаты и обсуждение

Расположение круглого или неправильно округлого ядра диаметром от 1.5—2.0 мкм у *C. minutissima* и *C. asymmetrica* до 2.0—2.5 мкм у *C. oblonga* с единственным плотным центральным ядрышком (рис. 1, *1*; 2, *1*; 3, *1*) строго не зафиксировано в клетке. Ядро располагается в центре клетки на одной оси с пиреноидом над или под пиреноидом или смещается к одной из латеральных стенок (*C. asymmetrica*), к переднему (*C. oblonga*) или заднему (*C. minutissima*) концам клетки.

По ультраструктурной организации ядра всех исследованных видов относятся к сложному хромоцентрическому типу. В таких ядрах конденсированный хроматин представлен многочисленными хромоцентроподобными телами разной величины, рассеянными по всей нуклеоплазме, и периферическим скоплением в виде сплошного или почти сплошного узкого ободка, местами утолщенного у *C. oblonga*.

При переходе к делению ядро меняет свое первоначальное положение: перемещается к одной из латеральных стенок у *C. asymmetrica*, на передний конец у *C. oblonga* или в центр клетки у *C. minutissima*.

Профаза сопровождается характерными для этой стадии митоза преобразованиями ядра, связанными с увеличением его размеров (у *C. oblonga* и *C. minutissima* — в 1.5—2 раза), и изменением формы до неправильно округлой и эллипсоидной. Ядрышко постепенно теряет способность окрашиваться и в конце концов исчезает. Конденсация хроматина приводит к появлению хромосом (рис. 1, *2*—*4*; 2, *2*; 3, *2*). В поздней профазе возникает особая светлая зона с характерным скоплением хромосом в виде клубка (рис. 2, *3*), причем у *C. asymmetrica* это образование встречается в препаратах очень часто. У *C. oblonga* выявлен начальный этап формирования такого клубка (рис. 3, *3*).

В метафазе мелкие точкообразные и короткие палочковидные хромосомы образуют экваториальную пластинку, которая располагается в светлой зоне, иногда в той или иной степени заполненной слабо окрашивающимся веществом (рис. 1, *5*; 2, *5*; 3, *4*). Кариотипы исследованных водорослей состоят из небольшого числа хромосом (у обоих штаммов *C. minutissima* $n \sim 10$, у *C. asymmetrica* $n \sim 9$, у *C. oblonga* $n = 7$). У *C. minutissima* хромосомы различаются по форме и размерам. Появление сестринских хроматид в ранней метафазе и нередко их асинхронное разъединение не всегда столь четко выражены, как у *C. oblonga*, что может стать причиной ошибок в подсчете числа хромосом. Веретено (рис. 1, *6*; 2, *4*) небольшое, прямое, конусовидное, слабо дифференцированное, у водорослей штамма 28.72 *C. minutissima* иногда на полюсах различаются центриолеподобные образования. Как правило, длинные оси веретена и клетки располагаются под углом (у *C. asymmetrica* параллельно) друг другу.

Анафаза сопровождается расхождением сестринских хромосом в противоположные стороны, иногда (у *C. oblonga*, *C. minutissima*) на значительное расстояние

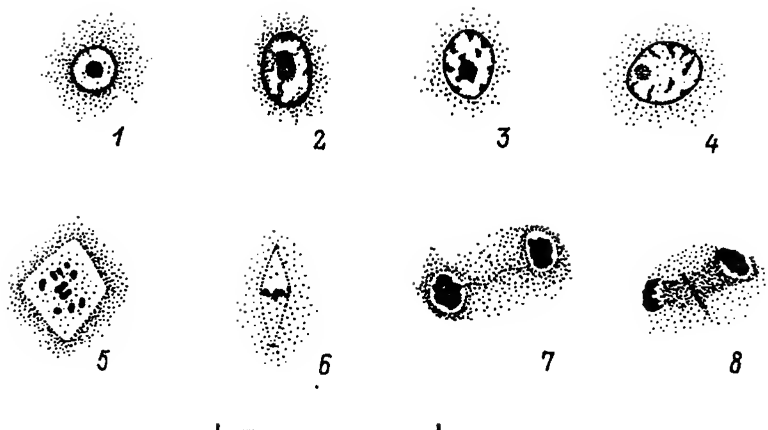


Рис. 1. Митоз *Chlamydomonas minutissima*.
Пояснение в тексте. Масштабная линейка — 0.01 мм.

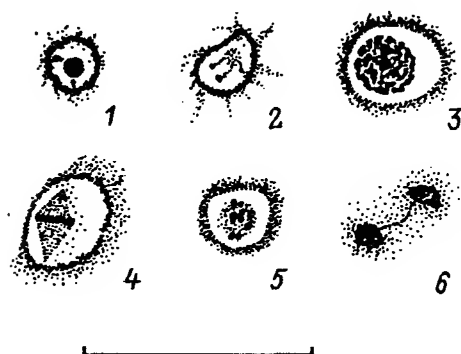


Рис. 2. Митоз *Chlamydomonas asymmetrica*.
Пояснение в тексте. Масштабная линейка — 0.01 мм.

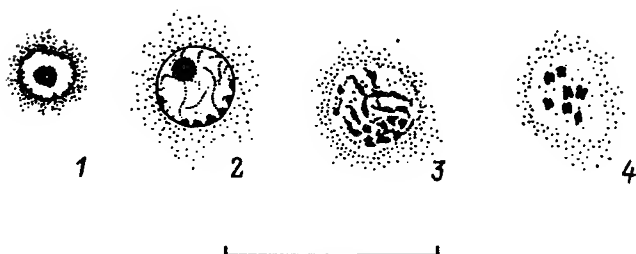


Рис. 3. Характериые стадии митоза *Chlamydomonas oblonga*.
Пояснение в тексте. Масштабная линейка — 0.01 мм.

друг от друга. Межзональное веретено слабо дифференцировано, например у *C. oblonga* различаются только периферические нити. К концу анафазы между разошедшимися группами сестринских хромосом появляется очень характерный плотный соединительный тяж (рис. 2, *6*). У *C. minutissima* различается соединительный тяж или четко выраженное межзональное веретено, которое со временем преобразуется в дугообразное (рис. 1, *7*, *8*) и сохраняется вплоть до цитокинеза.

В телофазе происходят характерные для этой стадии митоза преобразования, связанные с восстановлением типичного вида сестринских ядер. По мере реконструкции ядра остаются лежать на месте или в той или иной степени сближаются. Телофаза у *C. oblonga* непродолжительна, в препаратах встречается крайне редко и поэтому детально не исследовалась.

Пиреноид ведет себя по-разному даже в пределах одного вида: исчезает к концу профазы и вновь появляется лишь в сестринских клетках (у *C. asymmetrica*). У *C. minutissima* и *C. oblonga* в одних клетках он исчезает к концу профазы, в других — сохраняется на протяжении всего митоза и в профазе начинает вытягиваться, а в метафазе делится путем перетяжки пополам. Однако в дочерних клетках его удается различить не сразу, а лишь после завершения всей серии клеточных делений материнской клетки.

Митоз сопровождается цитокинезом. В это время ядра лежат друг около друга на одном уровне почти в центре клетки или по диагонали на противоположных ее концах. В зависимости от положения вновь образовавшихся ядер плоскость клеточного деления проходит поперек или под углом по отношению к длинной оси материнской клетки. В препаратах *C. minutissima* и *C. oblonga* часто встречаются 2-ядерные клетки.

Организация ядер исследованных видов группы *Chlorogoniella* представлена, согласно разработанной нами ранее классификации (Седова, 1989), различными модификациями сложного хромоцентрического типа в зависимости от толщины и степени рассеченности хроматинового ободка. В отличие от неделящихся клеток в начале и во время деления ядро занимает строго определенное положение.

Своеобразие митоза заключается в появлении особой светлой зоны с характерным непродолжительным (кроме *C. asymmetrica*) скоплением хромосом в виде клубка. Причина необычного поведения хромосом в профазе неясна, но это явление достаточно распространено среди одноклеточных зеленых водорослей (Седова, 1998б).

Светлая зона известна также у других групп рода *Chlamydomonas* (Седова, 1998а, б, в). Она отмечается многими авторами, изучавшими митоз у водорослей данного рода (Kater, 1929; Schaechter, DeLamater, 1955; Buffaloe, 1958). Эта зона, в той или иной степени заполненная слабо окрашивающимся веществом, сохраняется до анафазы.

Отличительной чертой профазы *C. oblonga* является преобразование формы клетки из овальной в бобовидную с ядром на переднем конце у вогнутой стенки. У *C. minutissima* клетка превращается из овальной в дорсовентральную (ядро располагается у плоской ее стороны), а затем и круглую.

Метафаза у представителей группы *Chlorogoniella* сопровождается образованием хромосомной слабоокрашенной пластинки. Веретено у исследованных видов морфологически однотипно. Их кариотипы отличаются по числу и в некоторой степени по форме и размерам хромосом. Иногда хромосомы морфологически различаются и внутри кариотипа. Например, кариотип *C. oblonga* состоит из палочковидных, *C. asymmetrica* — из точкообразных, а *C. minutissima* — приблизительно из одинакового числа палочковидных и точкообразных хромосом.

Анафазу отличает слабая дифференциация межзонального веретена, преобразование в дугообразное и разная продолжительность его существования. В одних случаях (*C. minutissima*) межзональное веретено сохраняется даже во время формирования клеточной перегородки, в других — исчезает значительно раньше, в конце (*C. asymmetrica*) или даже начале (*C. oblonga*) телофазы. Причины возникновения в поздней анафазе плотной соединительной структуры не вполне ясны. Возможно, ее

появление обусловлено изменением конфигурации веретена и ориентацией по отношению к полю зрения (Седова, 1998в).

Кариологических различий между разными штаммами *C. minutissima* не обнаружено, причем не только по числу хромосом и особенностям митоза на всех стадиях, но и в деталях (одинаковое преобразование формы клетки при переходе к делению и значительное удаление сестринских хромосом после завершения анафазного расхождения).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Седова Т. В. Классификация ядер водорослей и их основные структурные типы у *Chlorococcum* (*Chlorophyta*) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 11. С. 1594—1597.

Седова Т. В. Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей VI—VIII // Бот. журн. 1998а. Т. 83. № 1. С. 50—53; 1998б. Т. 83. № 8. С. 43—46; 1998в. Т. 83. № 10. С. 32—34.

Buffaloe N. A comparative cytological study of four species of *Chlamydomonas* // Bull. Torrey Bot. Club. 1958. Vol. 85. N 3. P. 157—178.

Kater J. Morphology and division of *Chlamydomonas* with reference to the phylogeny of the flagellate neuromotor system // Univ. California Publ. Zool. 1929. Vol. 33. N 7. P. 125—168.

Schaechter M., DeLamater E. Mitosis in *Chlamydomonas* // Amer. J. Bot. 1955. Vol. 42. N 5. P. 417—422.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 17 II 1999

SUMMARY

Three species of *Chlamydomonas* (*C. minutissima*, *C. asymmetrica* and *C. oblonga*) belonging to the *Chlorogoniella* group were studied by light and transmission electron microscopy. The nuclei are located in the centre of the cells and are spherical in shape, ranging 1.5—2.5 μm in diameter with single densely stained nucleolus. In non dividing nuclei the condensed chromatin is scattered within nucleoplasm in a form of numerous chromocentre-like bodies and is arranged in a ring adjacent to the nuclear envelope. The nuclei of all examined species are of complex chromocentre type. The mitosis follows the normal pattern though it shows some unusual features. At the beginning of the division the nucleus increases in size and it changes its shape and position as compared with interphase. During prophase the nucleolus gradually loses its sharp outline and finally disappears. The chromatin is condensed into chromosomes. The presence of a distinctive light unstain able (clear) zone with chromosomes is a characteristic feature of the late prophase. The chromosomes are submerged in the peculiar faintly staining substance and for a short time are arranged into a clew. At metaphase small dot-like and rod-like chromosomes form the equatorial plate, which is sometimes filled with faintly staining substance. The karyotypes are characterised by comparatively low chromosome number (in *C. oblonga* n = 7, *C. asymmetrica* n ~ 9, in *C. minutissima* n ~ 10). Differences in chromosome shape are revealed within and between the karyotypes. In the early metaphase the asynchronous separation of sister chromatids from each other made exact chromosome counting difficult. A straight narrow taper indistinct spindle is formed. The longitudinal axes of the spindle and cell are oriented parallel (*C. asymmetrica*) or oblique to each other (*C. minutissima*, *C. oblonga*). In *C. minutissima* centriole-like structures are observed. During anaphase a faintly differentiated interzonal spindle or a compact string-like connective structure is distinguished between the groups of sister chromosomes. In *C. oblonga* and *C. minutissima* the spindle is considerably elongated. The spindle of *C. oblonga* becomes bow-shaped. In *C. asymmetrica* and *C. oblonga* interzonal spindle collapses during telophase whereas in *C. minutissima* it remains up to cytokinesis. The initially separated sister nuclei soon lie close together or remain far apart. On the slides of *C. oblonga* binucleate cells were seen. They seem to be a result of inhibition of cell division. The pyrenoids of *C. asymmetrica* disappear in their typical form during the prophase. In *C. minutissima* pyrenoids persist throughout mitosis. They are elongated, constricted in the middle and have two lobes. The pyrenoids of *C. oblonga* either disappear as in *C. asymmetrica* or persist as in *C. minutissima*.

УДК 581.176 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 1

© Н. Е. Судачкова, И. Л. Милютина, Г. П. Семенова

ОЦЕНКА ЗАПАСАЮЩИХ ФУНКЦИЙ ВТОРИЧНОЙ ФЛОЭМЫ И ДРЕВЕСИНЫ СТВОЛА *LARIX GMELINII* (*PINACEAE*) В УСЛОВИЯХ НИЗКОТЕМПЕРАТУРНОГО И ГИПОКСИЧЕСКОГО СТРЕССОВ В РИЗОСФЕРЕ

N. E. SUDACHKOVA, I. L. MILYUTINA, G. P. SEMENOVA. ESTIMATION OF ACCUMULATING FUNCTIONS OF INNER BARK AND WOOD OF *LARIX GMELINII* (*PINACEAE*) UNDER LOW TEMPERATURE AND HYPOXIA STRESSES IMPACT IN RHIZOSPHERE

Изучены распределение биомассы, содержание сахаров, крахмала, общих неструктурных углеводов, общего азота, белков и свободных аминокислот в хвое, тонких корнях, древесине и вторичной флоэме ветвей, стволов и скелетных корней 60—80-летних деревьев *Larix gmelinii* из естественного дренированного и заболоченного участков на вечной мерзлоте в Эвенкии. В конце вегетации содержание крахмала в древесине возрастает 2—4-кратно в обоих местообитаниях. Резервные углеводы в основном локализуются в корнях, аминокислоты — во вторичной флоэме стволов и корней. Затопление индуцирует увеличение вклада корового комплекса в биомассу дерева, уменьшение содержания свободных аминокислот, общего и белкового азота во всех тканях, интенсификацию запасающей функции ксилемы.

Ключевые слова: *Larix gmelinii*, вторичная флоэма, древесина, биомасса, углеводы, азотсодержащие соединения.

Древесная растительность севера Сибири подвержена постоянному негативному воздействию природных стрессов, среди которых наиболее очевидно лимитирующее действие корневой гипотермии и гипоксии, связанное с присутствием длительно-сезонной или вечной мерзлоты и определяющее низкий уровень продуктивности древесных видов. Представление о характере приспособления к стрессовым условиям Севера может дать оценка резервных фондов углеводов и азотсодержащих соединений в деревьях из различающихся по продуктивности эдафотопов.

Основным представителем хвойных на мерзлотных почвах в северных широтах является лиственница Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. (= *L. daurica* Watson)), достигающая 72° 40′ с. ш. (Крючков, 1972). Лиственничные леса Севера характеризуются пониженным запасом фитомассы на единицу площади и низкой интенсивностью формирования древесины. Первопричиной уменьшения фитомассы является недостаток строительного материала — фотоассимилятов углеводной природы, предшественников структурных полисахаридов клеточных стенок древесины. Вместе с тем летом на севере Сибири при круглосуточном освещении создаются благоприятные условия для фотосинтеза и в качестве фактора, лимитирующего продуктивность, может выступать также нарушение корневого питания. Одним из наиболее вероятных стрессовых факторов на холодных почвах является недостаток азота (Поздняков, 1986).

Пониженная интенсивность накопления фитомассы в северных лесах — это морфологическое выражение адаптации к суровым условиям существования. Устойчивость к стрессовым воздействиям в определенной степени должна быть обусловлена аккумулирующими возможностями запасающих тканей. Основу биомассы дерева составляет ксилема — полифункциональная ткань, выполняющая механические, проводящие и запасающие функции, в резервировании ассимилятов участвует также комплекс тканей луба и хвои. Если проводящая функция ксилемы и флоэмы изучена достаточно хорошо и оценена количественно, то запасающая — только на уровне анатомическом (Huber, Liese, 1963; Еремин, 1975, 1981; Лотова, 1987) и лишь в отдельных работах приводятся количественные характеристики соотношения анатомических элементов в ткани (Каткевич, Милютина, 1972), в связи с чем в задачу работы входила количественная оценка аккумулятивных способностей запасающих тканей лиственницы Гмелина с особым акцентом на вторичную флоэму.

Объекты и методы исследования

Объектом исследования служила лиственница Гмелина III—IV классов возраста из двух наиболее характерных эдафотопов этого вида в р-не пос. Тура в Эвенкии. в зоне северной тайги в лиственничнике голубично-зеленомошном на относительно дренированном участке и в лиственничнике кустарничково-сфагновом в условиях заболачивания на фоне общего стресса — присутствия вечной мерзлоты.

Необходимость проведения оценки аккумулятивных способностей запасающих тканей в масштабах целого дерева определила выбор в качестве объекта исследования низкобонитетных северных древостоев с их важным для целей исследования преимуществом — малыми габаритами деревьев. Это позволяет провести учет биомассы различных частей дерева и тканей с достаточной повторностью. Содержание углеводов и азотсодержащих веществ определяли в конце вегетации в период подготовки к покою до наступления заморозков, когда запасные вещества оттекают из хвои, но превращение углеводов в жиры еще не началось.

С 10 деревьев в период подготовки к покою, что соответствует фенофазе осеннего пожелтения хвои, отбирали образцы хвои, тонких корней ($d < 3$ мм), древесины и вторичной флоэмы ствола, ветвей и скелетных корней. В образцах проводили определение общего и белкового азота (Ермаков и др., 1972), свободных аминокислот на аминокислотном анализаторе ААА—339, крахмала (Humphreys, Kelly, 1961) и низкомолекулярных углеводов (Вознесенский и др., 1962); для расчета содержания белка в ткани по концентрации белкового азота использовали коэффициенты 7.33 для хвои и 7.25 для древесины и вторичной флоэмы (Судачкова, Семенова, 1995). Для учета распределения биомассы по разным морфологическим частям дерева и по различным тканям на каждом участке отбирали по 10 близких по высоте деревьев. У каждого дерева определяли массу хвои, ствола, ветвей, корней; из ствола и корней диаметром более 3 мм через каждые 10 см выпиливали отрезки длиной 5 см. разделяли на древесину, вторичную флоэму и ритидом, определяли возраст, массу абсолютно сухого вещества тканей и поверхность камбия; ветви разделяли на отрезки по годам и проводили те же процедуры, что с отрезками ствола и корней. Данные обрабатывались статистически, число повторностей при выполнении биохимических анализов: биологических — 3, химических — 2, достоверность различий оценивалась по критерию Стьюдента.

Результаты и обсуждение

Анализ биометрических характеристик лиственниц с опытных объектов показал, что лиственница в пойме реки в лиственничнике голубично-зеленомошном отличается лучшими показателями роста, вследствие чего деревья с 2 участков, мало различающиеся по высоте, оказались относящимися к различным классам возраста. Лиственница на заболоченном участке в лиственничнике кустарничково-сфагновом имеет вдвое меньший прирост в высоту и по диаметру (табл. 1). Существуют также значительные различия по распределению биомассы по разным органам и тканям (табл. 2). У лиственницы на болоте слабее развит ассимиляционный аппарат и большая доля биомассы приходится на скелетные корни, при этом доля живых тонких корней в биомассе дерева в этих условиях снижена в 7 раз, что несомненно связано с неблагоприятными условиями в ризосфере: длительное сохранение линз льда под сфагновой подушкой и гипоксия вследствие застойного переувлажнения. Больший процент стволовой древесины на заболоченном участке и меньшее количество ветвей, по-видимому, являются следствием возрастных различий. Для удобства сравнения интенсивности формирования различных тканей в указанных местообитаниях был проведен расчет биомассы тканей на единицу поверхности камбиальной зоны, продуцирующей 2 основных типа проводящих тканей — ксилему и флоэму. На рис. 1 показана зависимость массы вторичной флоэмы и всего корового комплекса, включающего вторичную флоэму и ритидом, рассчитанной на единицу площади камби-

ТАБЛИЦА 1

Средние значения морфометрических характеристик изученных деревьев *Larix gmelinii*

Тип леса	Морфометрические показатели				
	Возраст, года	Высота, м	Диаметр корневой шейки, см	Средний прирост	
				в высоту, см	по диаметру, мм
Лиственничник голубично-зеленомошный	46±1	2.3±0.1	2.7±0.1	5.0±0.2	0.6±0.0
Лиственничник кустарничково-сфагновый	77±3	2.2±0.1	2.8±0.1	2.7±0.2	0.3±0.0

ТАБЛИЦА 2

Распределение фитомассы у *Larix gmelinii* из разных местообитаний

Тип леса	Ствол		Ветви		Хвоя		Корни				Дерево	
							$d > 3$ мм		$d < 3$ мм			
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
Лиственничник голубично-зеленомошный	362±35	36.8	156±18	15.9	100±14	10.2	263±18	26.8	101±12	10.3	982±52	100
Лиственничник кустарничково-сфагновый	256±19	45.2	70±10	12.3	36±3	6.4	197±6	34.7	8±1	1.4	567±22	100

Примечание. А — масса абсолютно сухого вещества, г; Б — то же, %.

альной поверхности, от возраста по данным, полученным по разновозрастным отрезкам ствола модельных деревьев. Достаточно высокий коэффициент детерминации для всего корового комплекса позволяет считать эту зависимость прямолинейной (в указанных возрастных пределах), теснота связи для вторичной флоэмы значительно ниже, но тенденция возрастания массы вторичной флоэмы с возрастом тем не менее очевидна.

Сравнение среднего ежегодного прироста массы тканей на единицу площади камбиальной поверхности различных морфологических частей деревьев показало, что как в надземной части, так и в скелетных корнях прирост массы как древесины, так и вторичной флоэмы в болотном местообитании ниже, чем на дренированном участке (табл. 3). Высокую степень достоверности имеют различия по приросту древесины и вторичной флоэмы в стволах и ветвях деревьев из 2 местообитаний, а также вторичной флоэмы корней и коры стволов. Различия по приросту древесины корней и коры корней и ветвей при заданном уровне значимости различий 0.95 нельзя считать достоверными, что может быть следствием ограниченности выборки.

Показательны различия соотношений тканей корового комплекса и древесины в различных местообитаниях: с ухудшением условий и снижением интенсивности роста увеличивается доля корового комплекса в составе биомассы дерева, особенно значительны эти различия в побегах (табл. 4). По-видимому, в крайних условиях существования флоэмогенез преобладает над ксилогенезом, эта закономерность находит подтверждение в опубликованных работах (Еремин, Сивак, 1978; Еремин, 1981). Приведенные выше сведения о массе и соотношении тканей в различных частях

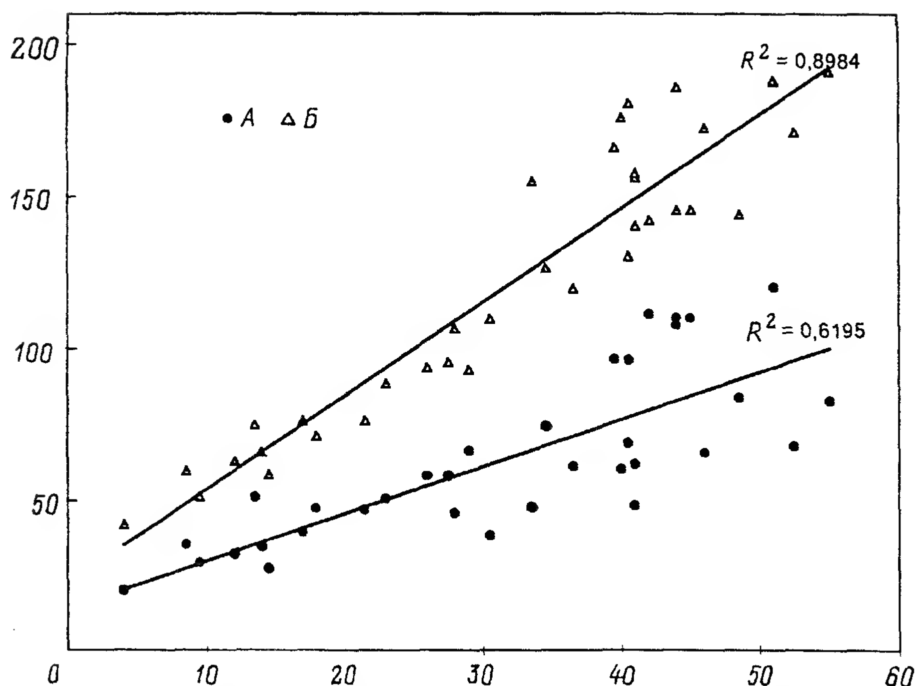


Рис. 1. Зависимость массы вторичной флоэмы и корового комплекса деревьев от возраста.

По оси абсцисс — возраст, года; по оси ординат — масса ткани, мг абсолютно сухого вещества/см^2. *А* — вторичная флоэма, *Б* — коровой комплекс.

дерева позволяют, используя полученные данные о концентрации углеводов и азотсодержащих соединений в указанных тканях (табл. 5), рассчитать запасы этих соединений в древостое. Количество деревьев на 1 га, по данным учета, составляет для дренированного участка 2650 и для заболоченного — 1460 (Абаимов и др., 1997). При расчете запасов углеводов и азотсодержащих соединений сделано допущение, предполагающее, что древостои состоят исключительно из деревьев, по своим параметрам соответствующих модельным (табл. 6).

ТАБЛИЦА 3

Годичный прирост древесины и вторичной флоэмы в стволах, скелетных корнях и ветвях *Larix gmelinii* из 2 местообитаний (г абсолютно сухого вещества/м^2 поверхности камбия)

Тип леса	Стволы			Корни			Ветви		
	Д	ВФ	Р	Д	ВФ	Р	Д	ВФ	Р
Лиственничник голубично-зеленомошный	93.5± 4.2	18.5± 1.6	17.7± 1.5	54.1± 4.7	17.6± 1.3	16.5± 2.4	122.6± 11.6	51.5± 4.8	44.2± 6.7
Лиственничник кустарничково-сфагновый	57.0± 2.3	13.7± 1.3	13.3± 1.3	42.0± 7.2	12.9± 1.3	19.7± 1.8	63.6± 5.0	26.7± 2.5	32.0± 6.2
Уровень значимости различий	0.999	0.95	0.99	< 0.95	0.95	< 0.95	0.999	0.99	< 0.95

Примечание. Д — древесина, ВФ — вторичная флоэма, Р — ритидом.

ТАБЛИЦА 4

Соотношение массы тканей корового комплекса и древесины в разных частях деревьев *Larix gmelinii* в различных местообитаниях

Часть дерева	Лиственничник голубично-зеленомощный	Лиственничник кустарничково-сфагновый
Ствол	0.4	0.5
Корни	0.6	0.8
Ветви	0.8	1.0
Однолетний побег	2.0	3.4
Двулетний побег	1.2	4.0

ТАБЛИЦА 5

Концентрация углеводов и азотсодержащих соединений в тканях *Larix gmelinii* в конце вегетации (мг/г абсолютно сухого вещества)

Тип леса	Часть дерева	Сахара	Крахмал	Сумма углеводов	Общий азот	Белки	Свободные аминокислоты
Лиственничник голубично-зеленомощный	Хвоя	64.7±1.0	9.2±0.2	67.6±1.0	16.9±0.2	104.4±1.3	2.9±0.2
	Вторичная флоэма ствола	42.3±1.5	41.2±0.3	83.4±1.5	7.5±0.1	44.6±0.6	2.4±0.1
	Древесина ствола	4.9±0.1	1.8±0.1	6.7±0.1	2.2±0.1	14.6±0.5	0.4±0.0
	Вторичная флоэма корней	26.2±0.5	51.8±0.7	77.9±0.9	6.5±0.1	39.7±0.7	5.1±0.3
	Древесина корней	8.2±0.1	3.0±0.2	11.2±0.2	2.4±0.1	11.7±0.5	0.4±0.0
	Корни ($d < 3$ мм)	1.3±0.0	20.6±0.2	33.6±0.2	12.7±0.2	43.8±1.2	1.2±0.1
Лиственничник кустарничково-сфагновый	Хвоя	27.3±0.9	3.9±0.1	31.2±0.9	12.3±0.1	86.9±0.8	2.4±0.1
	Вторичная флоэма ствола	17.9±0.4	49.3±0.3	67.2±0.5	5.2±0.1	28.9±0.6	1.7±0.1
	Древесина ствола	3.5±0.1	3.6±0.1	7.1±0.1	1.3±0.1	7.3±0.5	0.4±0.0
	Вторичная флоэма корней	36.0±0.6	45.8±0.3	81.8±0.7	4.2±0.1	23.8±0.6	1.8±0.1
	Древесина корней	9.0±0.4	6.3±0.2	15.3±0.4	2.8±0.1	13.1±0.5	0.4±0.0
	Корни ($d < 3$ мм)	30.3±1.0	22.0±0.2	52.3±1.0	9.2±0.1	21.9±0.6	3.8±0.2

ТАБЛИЦА 6

Запасы углеводов и азотсодержащих соединений в древостоях *Larix gmelinii* в конце вегетации (кг/га)

Тип леса	Число деревьев на 1 га	Углеводы			Азотсодержащие		
		сахара	крахмал	сумма углеводов	общий азот	белки	свободные аминокислоты
Лиственничник голубично-зеленомощный	2650	43.0±3.8	27.0±2.8	70.0±4.7	14.0±0.2	76.0±1.2	2.4±0.1
Лиственничник кустарничково-сфагновый	1460	7.4±0.7	8.4±0.8	15.8±1.1	2.2±0.1	12.4±0.6	0.4±0.0

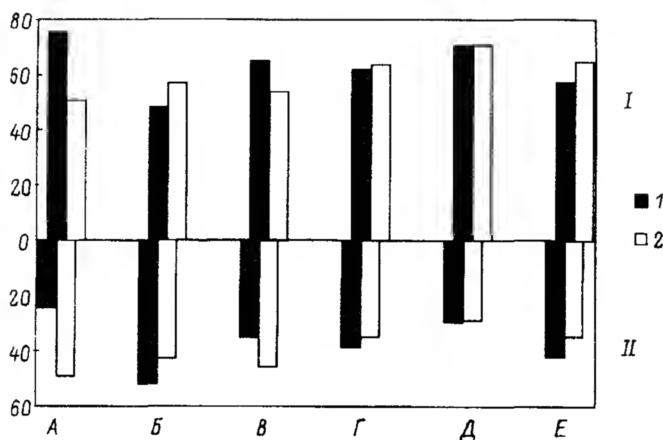


Рис. 2. Распределение углеводов и азотсодержащих соединений между надземной частью (*I*) и корневой системой (*II*) деревьев на дренированном (*1*) и заболоченном (*2*) участках.

По вертикали, %: *А* — сахара, *Б* — крахмал, *В* — сумма неструктурных углеводов, *Г* — общий азот, *Д* — белки, *Е* — свободные аминокислоты.

I

Сахара: 20 %, 39 %, 8 %, 33 %

Крахмал: 12 %, 3 %, 21 %, 64 %

Сумма углеводов: 17 %, 26 %, 13 %, 44 %

II

Сахара: 34 %, 19 %, 5 %, 49 %

Крахмал: 25 %, 2 %, 3 %, 70 %

Сумма углеводов: 29 %, 10 %, 4 %, 57 %

I

Общий азот: 24 %, 32 %, 20 %, 24 %

Белок: 26 %, 37 %, 22 %, 15 %

Аминокислоты: 20 %, 26 %, 11 %, 43 %

II

Общий азот: 38 %, 30 %, 5 %, 27 %

Белок: 35 %, 37 %, 26 %, 2 %

Аминокислоты: 34 %, 18 %, 8 %, 40 %

1
2
3
4

Рис. 3. Распределение углеводов и азотсодержащих соединений в запасающих тканях различных морфологических частей деревьев на дренированном (*I*) и заболоченном (*II*) участках.

1 — хвоя; *2* — тонкие корни (диаметр < 3 мм); *3* — вторичная флоэма ствола, ветвей и корней (диаметр > 3 мм); *4* — древесина ствола, ветвей и корней (диаметр > 3 мм).

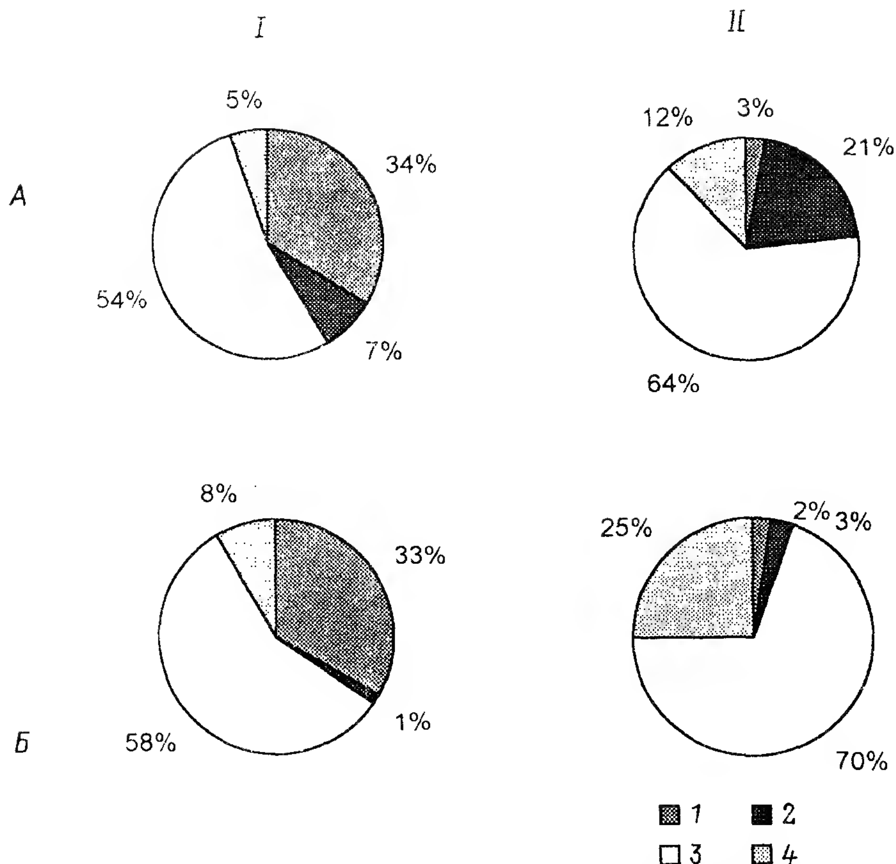


Рис. 4. Распределение крахмала в начале (*I*) и в конце вегетации (*II*) в запасающих тканях различных морфологических частей деревьев на дренированном (*А*) и заболоченном (*Б*) участках.

1 — хвоя; *2* — тонкие корни (диаметр < 3 мм); *3* — вторичная флоэма ствола, ветвей и корней (диаметр > 3 мм), *4* — древесина ствола, ветвей и корней (диаметр > 3 мм).

Из табл. 6 видно, что лиственничные древостои на вечной мерзлоте аккумулируют в биомассе ничтожное количество азота, а наложение гипоксического стресса на низкотемпературный приводит к еще большему снижению содержания этого элемента, что связано не только с уменьшением биомассы каждого дерева, уменьшением густоты древостоя, но и с низким содержанием азота в почве.

На заболоченном участке в лиственничнике кустарничково-сфагновом все ткани обеднены свободными аминокислотами, общим и белковым азотом, исключение составляет лишь древесина корней, где содержание азота вдвое выше, чем в древесине ствола, и низкая продуктивность может быть следствием недостатка азота (табл. 4). По концентрации низкомолекулярных углеводов и азотсодержащих соединений наблюдаются 5—6-кратные различия, тогда как уровень крахмала снижен на заболоченном участке лишь в 3.4 раза. Последнее свидетельствует о том, что функция создания резервов углеводов в экстремальных условиях существования поддерживается достаточно активно.

Как следует из табл. 2, на долю корневой системы приходится 36—37 % биомассы дерева, вместе с тем данные, представленные на рис. 2, показывают, что в период подготовки к покою в корнях деревьев на заболоченном участке сосредоточено более 46 % всех углеводов, а на дренированном — 51 % крахмала, в то же время корни явно обеднены белками: на долю корневой системы приходится менее 30 % этих соединений в дереве. Ранее нами было показано осеннее накопление белка во

вторичной флоэме деревьев лиственницы сибирской (Судачкова, Семенова, 1995), и можно предположить, что этот процесс начинается в надземной части, влияя на соотношение белка в надземной и подземной частях дерева.

На рис. 3 представлено распределение углеводов и азотсодержащих соединений по различным запасным фондам. Разные соединения отличаются своей локализацией: 39 % низкомолекулярных углеводов сосредоточено в хвое, несмотря на начавшееся пожелтение, крахмал почти отсутствует в хвое и в основном локализован во вторичной флоэме, в целом же неструктурные углеводы на заболоченном участке проявляют бóльшую тенденцию к локализации во вторичной флоэме, чем на дренированном. Более 40 % свободных аминокислот сосредоточены во вторичной флоэме, что, по-видимому, связано с транспортной функцией флоэмы, тогда как доля белка в тканях вторичной флоэмы составляет 22—26 %, а поскольку белки — основное азотсодержащее соединение живых тканей, то и распределение общего азота по тканям аналогично. Примечательно высокое содержание белка в хвое в период подготовки к покою.

При сопоставлении распределения веществ по тканям деревьев из разных местообитаний обращает на себя внимание перераспределение всех исследованных соединений в условиях заболачивания, что выражается в увеличении доли как углеводов, так и азотсодержащих соединений в древесине в 1.5—2 раза по сравнению с дренированным участком. О перераспределении крахмала в дереве в период подготовки к зимнему покою красноречиво свидетельствует сравнение распределения крахмала весной и в конце вегетации (рис. 4): если весной третья часть всего крахмала локализована в хвое, то осенью всего 2—3 %; кроме того, осенью возрастает запасающая роль древесины: более чем в 2 и 4 раза увеличивается доля крахмала в составе древесины дренированного и заболоченного участков.

Заключение

Сопоставление морфометрических и биохимических характеристик лиственницы Гмелина из 2 местообитаний (относительно дренированного и заболоченного) показало, что лиственница на болоте отличается вдвое меньшим приростом в высоту и по диаметру, у деревьев этого местообитания слабее развит ассимиляционный аппарат и бóльшая доля биомассы приходится на скелетные корни, при этом доля живых тонких корней в биомассе дерева в этих условиях снижена в 7 раз. В надземной части и в скелетных корнях прирост массы древесины и вторичной флоэмы в болотном местообитании ниже, чем на дренированном. Совместное негативное воздействие низкотемпературного и гипоксического стрессов на заболоченном участке приводит к увеличению доли корового комплекса в составе биомассы дерева, особенно значительны эти различия в побегах. С возрастом биомасса корового комплекса в целом и вторичной флоэмы в частности возрастает в расчете на единицу камбиальной поверхности, обеспечивая бóльшую стабильность процессов ксилогенеза и флоэмогенеза и увеличивая аккумулирующие возможности дерева.

Корневые системы деревьев отличаются более интенсивным резервированием веществ углеводной природы и несколько ослабленным синтезом белков в сравнении с надземной частью.

Метаболиты и резервные соединения отличаются своей локализацией: в период подготовки к покою значительное количество сахаров сосредоточено в хвое; несмотря на начавшееся пожелтение, крахмал эвакуируется из желтеющей хвои и в основном локализуется во вторичной флоэме; в целом неструктурные углеводы проявляют тенденцию к локализации во вторичной флоэме, что особенно выражено на заболоченном участке. Более 40 % свободных аминокислот сосредоточены во вторичной флоэме, содержание белка в тканях вторичной флоэмы составляет 22—26 %. Примечательно высокое содержание белка в хвое в период подготовки к покою.

В условиях заболачивания наблюдается перераспределение всех исследованных соединений, что выражается в увеличении доли как углеводов, так и азотсодержащих

соединений в древесине в 1.5—2 раза по сравнению с дренированным участком. Для обоих местообитаний осенью возрастает запасающая роль древесины: более чем в 2 и 4 раза увеличивается доля крахмала в составе древесины. В целом показано, что функция создания резервов углеводов в экстремальных условиях существования поддерживается более активно. На заболоченном участке в лиственничнике кустарничково-сфагновом все ткани обеднены свободными аминокислотами, общим и белковым азотом, и низкая продуктивность может быть следствием недостатка азота.

Низкие температуры почвы, обусловленные присутствием вечной мерзлоты, лимитируют использование как углеводных, так и азотсодержащих метаболитов на построение морфологических структур дерева.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 98-04-48136, и Красноярского краевого фонда науки—Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 99-04-96004.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абаимов А. П., Прокушкин С. Г., Зырянова О. Н., Каверзина Л. Н. Особенности формирования и функционирования лиственничных лесов на мерзлотных почвах // Лесоведение. 1997. № 5. С. 13—23.

Вознесенский В. Л., Горбачева Г. И., Штанько Т. П., Филиппова Л. А. Определение сахаров по обесцвечиванию жидкости Фелинга // Физиология растений. 1962. Т. 9. Вып. 2. С. 255—266.

Еремин В. М. О различиях в анатомической структуре коры двух лиственниц // Лесн. журн. 1975. № 5. С. 22—26.

Еремин В. М. Анатомия коры видов *Larix* (*Pinaceae*) Советского Союза // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 11. С. 1595—1605.

Еремин В. М., Сивак С. Б. О влиянии географического положения на анатомическую структуру коры лиственницы даурской // Лесн. журн. 1978. № 4. С. 143—145.

Ермаков А. И., Арасимович В. В., Смирнова-Иконникова М. И. и др. Методы биохимического исследования растений. Л., 1972. 456 с.

Каткевич Ю. Ю., Милютина С. В. Образование и строение стенки древесной клетки // Клеточная стенка древесины и ее изменения при химическом воздействии. Рига, 1972. С. 7—67.

Крючков В. В. Самые северные леса на Земле // Природа. 1972. № 12. С. 93—96.

Лотова Л. И. Анатомия коры хвойных. М., 1987. 151 с.

Поздняков Л. К. Мерзлотное лесоведение. Новосибирск, 1986. 192 с.

Судачкова Н. Е., Семенова Г. П. Белки вегетативных органов сибирских видов хвойных как потенциальный кормовой ресурс // Раст. ресурсы. 1995. Т. 31. Вып. 4. С. 20—25.

Huber D., Liese W. Untersuchungen über den Feinbau des secundären Phloems *Larix decidua* Mill. // Protoplasma. 1963. Vol. 57. N 3. P. 429—439.

Humphreys F. R., Kelly J. A method for determination of starch in wood // Anal. Chem. Acta. 1961. Vol. 24. N 1. P. 66—70.

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
Красноярск

Получено 27 XI 1998

SUMMARY

The biomass distribution, contents of sugar, starch, total nonstructural carbohydrates, total nitrogen, proteins and free aminoacids in the needles, thin roots, wood and bark of the trunks, branches and skeletal roots in stands of 60—80 year old *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. were determined. Trees taken from naturally draining and flooding habitats in Evenkia on permafrost have been compared. In the autumn starch content in wood increases in two to four folds for both habitats. Reserve carbohydrates are located mainly in roots whereas amino acids — in the bark of both trunks and roots. Flooding induces the increase of bark contribution to tree biomass, diminution of free amino acids, total and protein nitrogen content in all tissues, as well as the intensification of storing function of xylem.

УДК 630*182(470.22) + 581.55 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 1

© О. В. Смирнова, В. Н. Коротков

СТАРОВОЗРАСТНЫЕ ЛЕСА ПЯОЗЕРСКОГО ЛЕСХОЗА СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ КАРЕЛИИ

O. V. SMIRNOVA, V. N. KOROTKOV. OLDGROWTH FORESTS OF NORTH-WEST KARELIA PJAOZERO FOREST MANAGEMENT UNIT

Представлены результаты геоботанического обследования крупного массива старовозрастных еловых лесов Пяозерского лесхоза (северо-запад Карелии). Предложен перечень признаков наименее нарушенных водораздельных северотаежных лесов в изученном массиве леса.

Ключевые слова: ельники, старовозрастные леса, ненарушенные леса, биоразнообразие, ветровально-почвенный комплекс.

Проблема поддержания высокого биологического разнообразия и устойчивости северотаежных лесов весьма актуальна для Европейской России. Несмотря на наличие большого числа работ по составу и структуре лесов Северной Карелии (Великайнен, 1958; Яковлев, Воронов, 1959, Казимиров, 1971; Юрковская, 1993; Елина и др., 1994), до сих пор не выработаны критерии, по которым можно различать ненарушенные (климаксовые) и малонарушенные леса этого региона. В то же время в лесной экологии выявлены общие признаки ненарушенных (климаксовых) лесов, что нашло отражение в «gap-mosaics concept» и «mosaic-cycle concept of ecosystems». Обзоры этих представлений неоднократно публиковались (Falinski, 1978; Скворцова и др., 1983; The ecology..., 1985; Коротков, 1991; The mosaic-cycle..., 1991, Восточноевропейские..., 1994; Smirnova et al., 1995). Перечисленные в них признаки-маркеры ненарушенных лесов: абсолютная или онтогенетическая разновозрастность популяций деревьев; наличие в пологе леса «окон возобновления» разного возраста, размеров и ориентации; наличие ветровально-почвенных комплексов (ВПК) разного возраста и валежа разных стадий разложения; максимальное видовое богатство и максимальная представленность видов разных эколого-ценотических групп, — могут служить для выявления региональных вариантов таких лесов.

В данной работе были поставлены задачи дать геоботаническую характеристику старовозрастных северотаежных лесов Карелии, определить наличие в них общих признаков ненарушенных лесов и выявить их региональные особенности, а также сравнить эти леса с основными вариантами производных лесов.

Объекты и методы исследований

Исследованиями была охвачена часть труднодоступного массива таежных лесов на северо-западе Карелии (66° 16′—66° 26′ с. ш., 30° 17′—30° 33′ в. д.) в окрестностях горы Сиэппитунтури. Массив расположен на территории Пяозерского лесхоза, непосредственно примыкающей к северной границе национального парка «Паанаярви». Он относится к северо-западному среднегорному округу северотаежной подзоны (Юрковская, 1993). На его территории, как и в пределах национального парка (Национальный..., 1991; Громцев и др., 1995; Экосистемы..., 1995), представлен один тип северотаежного ландшафта — денудационно-тектонический холмисто-грядовый среднезаболоченный с ярко выраженным преобладанием еловых лесов. Растительный покров обследованной территории помимо еловых лесов включает в себя (в небольшом количестве) пирогенные сосняки на вершинах гряд и мелколиственные леса, окружающие заброшенные поселения, небольшие фрагменты приречных сероольшаников, болота различных типов, горное криволесье и тундроподобные кустарничковые сообщества на вершинах гор Сиэппитунтури (539 м) и Лунас (498 м), а также группировки скальных растений на каменистых россыпях.

При выборе участков для геоботанических описаний были учтены полученные ранее данные о ведущей роли пирогенного фактора в дигрессивных преобразованиях

лесов Карелии (Кулешова и др., 1996). В связи с этим особое внимание уделялось старовозрастным лесам на водоразделах, которые 200—300 лет и более не горели. Для сравнения несколько описаний было сделано на молодой гари. Всего выполнено 61 геоботаническое описание, размер учетной площадки 0.04 га. Подразделения на ярусы и балльная оценка покрытия проводились по методике Браун-Бланке[1] (Миркин и др., 1989а). При выделении ярусов использовали принятую в популяционной биологии растений шкалу возрастных (онтогенетических) состояний деревьев (Ценопопуляции..., 1988) и относили к ярусу А все генеративные и сенильные деревья, к ярусу В — имматурные второй подгруппы и виргинильные деревья, а также генеративные и сенильные кустарники, к ярусу С — имматурные первой подгруппы и ювенильные деревья, а также имматурные и ювенильные кустарники. Такой подход позволяет косвенно оценить полночленность онтогенетических спектров ценопопуляций и, следовательно, судить об их устойчивости. При анализе геоботанических описаний использовалась классификация эколого-ценотических групп А. А. Ниценко (1969). Для модельных деревьев оценивались онтогенетическое состояние (Диагнозы и ключи..., 1989) и жизненность (Ценопопуляции растений, 1988), измерялись диаметр на высоте 1.3 м и общая высота, с помощью возрастного бура определялся абсолютный возраст, по пожарным подсушинам оценивалась давность пожаров. С целью определения возраста и размеров радиальных приростов проанализированы 170 кернов. Макроморфологическое строение почв описано по 49 почвенным прикопкам глубиной 60—70 см. Названия почв даны в соответствии с «Классификацией почв России» (1997), учтены данные Р. М. Морозовой (1991) по почвам Карелии. Латинские названия видов приведены по сводке С. К. Черепанова (1995).

Результаты и обсуждение

На основе маршрутного обследования территории в соответствии с доминантной классификацией были выделены следующие типы (в понимании Б. М. Миркина, Г. С. Розенберга, Л. Г. Наумовой (1989б)) лесных сообществ: 1 — березняки зеленомошно-лишайниковые (молодая гарь), 2 — сосняки кустарничковые лишайниково-зеленомошные, 3 — ельники с сосной черничные зеленомошные, 4 — ельники черничные зеленомошные (с низкой жизненностью ели), 5 — ельники черничные зеленомошные (с высокой жизненностью ели), 6 — ельники разнотравно-черничные зеленомошные, 7 — ельники высокотравные.

Судя по большому количеству углей, залегающих слоями в подавляющем большинстве почвенных прикопок, пожары в прошлом играли ведущую роль в формировании растительного покрова (можно полагать, что бóльшая часть пожаров имела антропогенное происхождение). Однако в настоящее время участки свежих гарей на обследованной территории встречаются крайне редко.

1. Березняки зеленомошно-лишайниковые (табл. 1) формируются на молодых гарях. Типичная гарь (судя по возрасту подроста, пожар был в 1972 г.) была описана на верхней части гряды и занимала площадь несколько гектар. От первого яруса остались лишь одиночные живые и усыхающие сосны со следами огневых ран. Местами сохранились обожженные пожаром сухостойные и ветроломные деревья (ели, сосны и березы), местами встречаются и свежие вывалы и валеж первой стадии разложения (Стороженко, 1990). На гари отмечено возобновление березы и ели, местами осины. В местах с обнаженной каменистой почвой и при наличии семенников возобновляется сосна. Травяно-кустарничковый ярус разрежен, наиболее часто здесь встречаются кустарнички (*Calluna vulgaris, Empetrum hermaphroditum, Vaccinium myrtillus, Vaccinium vitis-idaea*) и некоторые виды трав (*Antennaria dioica, Lerchenfeldia flexuosa, Melampyrum pratense, Solidago virgaurea, Chamaenerion angus-*

[1] Описания синузий мохообразных и лишайников включают лишь наиболее характерные и массовые виды. Полное выявление видового состава этих групп требует специальных дополнительных исследований.

ТАБЛИЦА 1

Геоботаническая характеристика основных типов старовозрастных лесов Пяозерского лесхоза (римские цифры — баллы встречаемости, арабские — средние баллы покрытия по шкале Браун-Бланке)

Тип сообществ	1	2	3	4	5	6	7
Число описаний	4	9	5	8	9	9	9
А. Древесный ярус							
Средняя сомкнутость крон, балл	0.02	0.4	0.3	0.2	0.3	0.3	0.4
Средняя (максим.) высота древесного полога, м		12 (19)	15 (22)	13 (18)	12 (28)	12 (28)	15 (27)
Средний (максим.) возраст ели, лет		145 (267)	190 (327)	176 (254)	121 (276)	143 (355)	187 (351)
Средний (максим.) возраст сосны, лет		174 (295)	232 (583)				
Средний (максим.) диаметр ели, см		19 (38)	24 (33)	22 (32)	39 (60)	32 (61)	28 (55)
Средний (максим.) диаметр сосны, см		28 (53)	40 (68)				
Picea obovata		III.+	V.2	V.2	V.2	V.2	V.3
Betula pendula		III.1	III.+	I.1	I.2	II.2	I.2
B. pubescens		III.1	III.1	IV.1	III.1	IV.1	IV.1
Pinus sylvestris	III.1	V.3	V.1	I.+	I.+		
Populus tremula		I.1	II.1		I.2	I.2	
Salix caprea				I.+	I.+	I.+	
Sorbus aucuparia							I.+
В. Ярус подроста и подлеска							
Средняя сомкнутость крон, балл	0.4	0.2	0.2	0.1	0.2	0.2	0.2
Picea obovata	V.1	V.1	V.1	V.1	IV.2	IV.2	IV.1
Betula pendula	V.2	II.1	II.1	I.1	II.1	II.1	I.2
B. pubescens	IV.1	III.1	IV.+	V.1	IV.+	IV.1	III.1
Populus tremula	I.2	I.1	I.+	III.+	I.+	I.+	I.+
Salix caprea	III.+	II.+	II.+	II.+	I.+	I.1	I.+
Pinus sylvestris	III.1	II.1	II.+				
Alnus incana					I.+		I.1
Sorbus aucuparia	I.+	I.+	III.+	V.+	IV.+	IV.1	V.1
Juniperus communis	I.1	II.1	IV.1	III.+	II.+	I.1	I.1
Salix phylicifolia	I.1			I.+			II.1
Ribes pubescens						I.+	I.+
Padus avium							I.1
Ribes acidum							I.+
С. Травяно-кустарничковый ярус							
Среднее проективное покрытие, %	50	60	80	75	80	90	90
Picea obovata	III.+	I.+	II.+	I.+	II.+	III.+	III.+
Betula pubescens	I.+	I.+		I.+	II.+	III.+	II.+
B. pendula	III.+				I.+	I.+	
Populus tremula	I.1	I.+					I.+
Salix caprea	I.+					I.1	

ТАБЛИЦА I (*продолжение*)

Тип сообществ	1	2	3	4	5	6	7
Число описаний	4	9	5	8	9	9	9
Pinus sylvestris	I.+	I.+					
Sorbus aucuparia		I.+	III.+	I.+	II.+	III.I	II.+
Juniperus communis	I.+	I.+	I.+				
Ribes acidum						I.+	II.+
R. pubescens						I.+	I.+
Daphne mezereum							I.+
Salix lapponum	I.+						
Empetrum hermaphroditum	V.I	V.2	V.I	V.2	IV.I	II.I	I.1
Vaccinium myrtillus	V.2	V.2	V 3	V.4	V.4	V.3	V.2
V. vitis-idaea	V.I	V.2	V.I	V.I	V.I	V.I	IV.+
V. uliginosum	IV.I	II.I	II.3	IV.I	I +		I.+
Ledum palustre	I.+	III.2	III.I	I.I		I.+	
Calluna vulgaris	III.2	I.2	I.I	II.I			
Rubus idaeus						I.+	II.I
Lerchenfeldia flexuosa	V.I	IV.+	V.I	V.2	IV.I	IV.I	IV.+
Melampyrum pratense	IV.+	II.I	V.+	IV.I	IV.I	IV.I	III.+
Solidago virgaurea	V.I	I.+	IV.I	IV.+	III.I	IV.I	IV.2
Carex globularis		I.+	I.+	II.+	I.I	I.I	I.1
Chamaenerion angustifolium	IV.I	I.+	I.+	I.+	I.I	IV.I	IV.I
Geranium sylvaticum	I.3	I.+	I.I	I.+	II.I	IV.2	IV.3
Luzula pilosa	III.+	I.+	IV.+	III.+	IV.+	V.I	IV.+
Lycopodium annotinum		I.+	II.I	II.+	III.+	V.I	IV.I
Trientalis europaea	III.+	I.+	I.+	III.+	IV.I	IV.I	IV.I
Linnaea borealis		II.+	III.+	IV.+	V.I	V.I	IV.I
Chamaepericlymenum suecicum				III.+	III.+	III.I	IV.I
Gymnocarpium dryopteris			II.+		II.I	V.3	V.2
Listera cordata			II.+	I.+	II.+	II.+	IV.+
Orthilia secunda			III.I	II.+	I.+	IV.I	IV.I
Rubus chamaemorus			I.+	I.I		I.I	II.I
Diphasiastrum complanatum		I.+	I.I	III.+	I.I	I.+	
Equisetum sylvaticum				I.I		I.2	III.I
Maianthemum bifolium	I.+				II.I	V.I	V.I
Calamagrostis phragmitoides			I.+			II.I	IV.I
Cirsium heterophyllum	I.+					I.I	II.I
Hieracium diaphanoides	I.+				I.+	III.+	III.+
Melica nutans	I.I	I.+				II.+	IV.I
Rubus arcticus					I +	III.I	II.I
Angelica sylvestris	I.+					I.+	I.+
Carex loliacea						I.+	III.+
C. vaginata						I.I	II.I
Dactylorhiza maculata				I.+		I.+	
Gnaphalium norvegicum	I.+				I.+	I.+	
Molinia caurulea		I.I					I.I
Pyrola minor					I.+	I.+	II.+
Rubus saxatilis	III.+					III.I	III.I
Anthoxanthum odoratum						I.+	II.I
Calamagrostis lapponica	I.I				I.+		

Тип сообществ	1	2	3	4	5	6	7
Число описаний	4	9	5	8	9	9	9
Caltha palustris						I.+	II.+
Carex elongata			I.+				
Cicerbita alpina						I.1	IV.2
Corallorhiza trifida							I.+
Crepis paludosa						I.+	II.1
Diplazium sibiricum						I.2	I.1
Dryopteris assimilis						I.+	II.2
Elymus caninus						I.+	I.1
Equisetum palustre						I.+	
E. pratense						II.1	II.1
Eriophorum vaginatum						I.+	
Filipendula ulmaria						I.+	III.1
Geum rivale						I.+	III.1
Melampyrum sylvaticum			I.1	I.+			
Milium effusum						II.1	IV.1
Moneses uniflora						I.+	III.+
Paris quadrifolia						I.+	I.1
Phegopteris connectilis						II.2	IV.2
Pyrola rotundifolia						I.+	I.+
Ranunculus lapponicus						I.1	
Taraxacum officinale						II.+	III.+
Actaea erythrocarpa							I.2
Alchemilla glomerulans							I.+
Antennaria dioica	III.1						
Carex brunnescens					I.+		
C. media							I.+
Coeloglossum viride						I.+	
Athyrium filix-femina							III.1
Comarum palustre						I.+	
Dryopteris carthusiana							I.+
D. filix-mas							I.+
Epilobium sp.							I.+
Festuca rubra			I.+				
Fragaria vesca							I.+
Galium triflorum							I.+
Goodyera repens			I.+			I.+	
Hieracium sagittatum							I.+
Lycopodium clavatum	I.+						
Phalaroides arundinacea							I.2
Poa nemoralis							I.+
Ranunculus auricomus							I.+
R. glabriusculus							I.1
Saxifraga nivalis		I.+					
Vicia sylvatica							I.+
Viola epipsila							II.+
V. selkirkii							I.+

Д. Мохово-лишайниковый ярус

	1	2	3	4	5	6	7
Среднее проективное покрытие, %	70	90	90	90	90	60	50
Dicranum scoparium	III.1	IV.1	IV.1	IV.2	V.1	IV.1	IV.1
Pleurozium schreberi	V.2	V.3	V.2	V.3	V.3	V.2	V.1
Hylocomium splendens	III.2	IV.2	V.3	V.2	V.3	V.3	IV.2
Polytrichum commune	III.2	I.+	IV.1	IV.1	IV.1	IV.1	III.1
Ptilium crista-castrensis		II.2	III.1	I.2	II.1	II.1	II.1

Тип сообществ	1	2	3	4	5	6	7
Число описаний	4	9	5	8	9	9	9
Sphagnum girgensohnii		I.+		I.2	II.1	II.2	III.2
Polytrichum juniperinum	IV.2	I.+		II.+	I.1	II.+	
Sphagnum rubellum	I.1			I.+			I.1
Hepaticae spp.					I.1	I.+	I.1
Rhizomnium sp.						I.1	III.2
Polytrichum strictum						I.1	
Sphagnum sp.					I.+		I.2
Aulacomnium palustre	I.+					I.1	
Dicranum majus				I.1	I.1		
Marchantia polymorpha							II.+
Polytrichum piliferum	I.1					I.+	
Rhytidiadelphus subpinnatus						I.1	II.2
Sphagnum nemoreum				I.1			
Arctoa fulvella		I.1					
Dicranum spadiceum		I.1					
Funaria hydrometrica	I.1						
Nephroma arcticum	III.1	III.1	V.+	I.1	I.1	I.2	I.+
Cladonia arbuscula subsp. *mitis*	III.1	IV.1	III.+	IV.1	II.+	II.+	I.+
C. rangiferina	IV.1	V.1	IV.+	IV.1	III.+	II.1	I.+
C. stellaris	I.+	IV.1	I.+	III.1	I.1	I.1	
C. pleurota	IV.1	II.+	I.+	I.+	I.+	I.+	
C. amaurocrea	IV.2	II.+		III.+	I.+	II.+	I.+
Peltigera aphthosa		I.+	I.+	I.1	I.+	II.1	I.+
Cetraria islandica	III.1	I.1		I.1	I.+		
Cladonia fimbriata	I.1	I.+		I.+	I.+	I.+	
C. phyllophora	IV.2	I.+		I.+		I.+	
C. crispata	I.1	I.+		I.+			
C. cenotea				I.+	I.+		
C. gracilis				II.+	I.+		
C. uncialis		II.+		I.+			
C. bellidiflora		I.+					
C. coccifera	I.+						
C. digitata				I.+			
Cladonia spp.	I.+						

Примечание к табл. 1—5. Типы сообществ: 1 — березняки зеленомошно-лишайниковые (молодая гарь), 2 — сосняки кустарничковые лишайниково-зеленомошные, 3 — ельники с сосной черничные зеленомошные, 4 — ельники черничные зеленомошные (с низкой жизненностью ели), 5 — ельники черничные зеленомошные (с высокой жизненностью ели), 6 — ельники разнотравно-черничные зеленомошные, 7 — ельники высокотравные.

tifolium). Проективное покрытие видов невысоко. Эколого-ценотический анализ показывает абсолютное преобладание бореальных и незначительное участие боровых и опушечных видов (табл. 2). В мохово-лишайниковом ярусе преобладают характерные для гарей лишайники (*Cladonia amaurocrea, C. phyllophora, C. pleurota, C. rangiferina, Cetraria islandica*) и мхи (*Polytrichum juniperinum*), кроме того, обычные для ельников-зеленомошников мхи (*Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens*). Почвы представлены иллювиально-железистыми подзолами (мощность горизонтов: A_0 — 2—3 см, A_2 — 2—5 см, общая мощность почвенной толщи 9—13 см, ниже —

ТАБЛИЦА 2

Число видов разных эколого-ценотических групп в травяно-кустарничковом ярусе старовозрастных лесов

Эколого-ценотические группы	Тип сообществ						
	1	2	3	4	5	6	7
Бореальная	8	11	16	14	19	24	26
Неморальная	1	1				4	6
Нитрофильная						6	9
Опушечная	4	2	3	3	3	8	12
Высокотравная	3	1	2	1	1	8	10
Боровая	5	2	2	2	2	1	1
Болотная	2	3	3	4	1	6	3
Общее число видов	23	20	26	24	26	57	67

крупнозем). В горизонте A_2 — слои пластинчатых углей. Размеры углей составляют от нескольких мм до 1—2 см и более.

2. Сосняки кустарничковые лишайниково-зеленомошные, как правило, приурочены к вершинам или верхним частям каменистых склонов грив и холмов. Для яруса А характерно преобладание крупных сосен (максимальный диаметр 53 см), часто имеющих сильно заросшие пожарные подсушины в основании стволов. Средний возраст сосен в ярусе А — 174, максимальный — 295 лет. На 3 описанных площадках доминирование сосны, вероятно, связано с проведением лесокультурных работ и уходом за культурами, о чем свидетельствуют размещение деревьев рядами и колебание возраста в пределах одного 10-летнего класса. На всех площадках имеются единичные валежины первой стадии разложения, ВПК нет. Ярус В представлен березой, осиной, елью и сосной в равном соотношении (табл. 1). Участие в ярусе В молодого поколения сосны связано с пожарами. Пожарные нарушения датировались по возрасту пожарных подсушин сосны, которые были хорошо заметны на самых старых деревьях и имели возраст 110—170 лет. В кустарничковой синузии примерно в равной доле принимают участие *Calluna vulgaris, Ledum palustre, Empetrum hermaphroditum, Vaccinium myrtillus, Vaccinium vitis-idaea* (табл. 1). Травяной покров имеет низкое проективное покрытие и включает в себя небольшое число видов, преимущественно бореальных (табл. 1, 2, 3). Мохово-лишайниковый ярус имеет высокое проективное покрытие: доминируют зеленые мхи (*Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens, Ptilium crista-castrensis*) при значительном участии лишайников (*Cladonia rangiferina, C. arbuscula* subsp. *mitis, C. stellaris, Cetraria islandica, Nephroma arcticum*). Почвы, как и в предыдущей группе сообществ, — подзолы иллювиально-железистые с включениями углей в подзолистом горизонте. Здесь существенно больше мощность подстилки (A_0) — 7—12 см, немного больше (2—8 см) мощность горизонта A_2, общая мощность почвенной толщи до крупнозема 14—30 см.

Основную долю растительного покрова в исследованном массиве на верхних, средних и изредка нижних частях холмов и гряд составляют ельники с сосной черничные зеленомошные (с участием березы и осины) и ельники черничные зеленомошные, характеризующиеся невысоким флористическим разнообразием (группы сообществ 3—5; табл. 1, 2, 3) и наиболее высокими значениями коэффициентов сходства (табл. 4). Судя по постоянному присутствию углей в почвах и наличию единичных старых сосен или валежин сосны, в данном массиве ельники сменили послепожарные сосняки в ходе восстановительных сукцессий.

3. Ельники с сосной черничные зеленомошные занимают, как правило, средние позиции на склонах. Здесь, по-видимому, дольше, чем в сосняках кустарничковых лишайниково-зеленомошных, не было пожаров. Средний возраст единичных еще

ТАБЛИЦА 3

Показатели альфа-разнообразия старовозрастных лесов (среднее число видов растений на 400 м², в скобках — суммарное число видов, встреченное во всех описаниях данного типа)

Ярусы	Синузии	Тип сообществ						
		1	2	3	4	5	6	7
Ярус А	Деревья	1 (1)	3 (5)	4 (5)	2 (5)	2 (6)	3 (5)	2 (4)
Ярус В	В том числе:	5 (9)	4 (8)	5 (8)	5 (8)	4 (8)	4 (8)	4 (12)
	деревья	4 (6)	3 (6)	3 (6)	3 (5)	2 (6)	3 (5)	2 (6)
	кустарники	1 (3)	1 (2)	1 (2)	2 (3)	1 (2)	1 (3)	2 (6)
Ярус С	В том числе:	15 (31)	8 (26)	14 (29)	13 (27)	14 (30)	25 (63)	33 (74)
	деревья	2 (6)	1 (4)	0 (1)	0 (2)	1 (3)	1 (4)	1 (3)
	кустарники	1 (2)	0 (2)	1 (2)	0 (1)	0 (1)	1 (3)	1 (4)
	кустарнички	5 (6)	4 (6)	4 (6)	4 (6)	3 (4)	3 (5)	3 (5)
	травы	8 (17)	3 (14)	8 (20)	8 (18)	9 (22)	20 (52)	29 (62)
Ярус D	В том числе:	10 (21)	9 (22)	7 (11)	10 (25)	7 (21)	8 (22)	7 (17)
	мохообразные	4 (9)	4 (9)	4 (5)	5 (10)	5 (10)	5 (13)	6 (12)
	лишайники	6 (12)	5 (13)	3 (6)	5 (15)	2 (11)	2 (9)	1 (5)
Всего видов		27 (53)	21 (50)	25 (45)	27 (57)	24 (55)	35 (86)	43 (96)

сохранившихся сосен равен 232, а максимальный — 583 годам; возраст пожарных подсушин 170—330 лет. В ярусе А ельников с сосной черничных зеленомошных господствует ель, но ее средний и максимальный возраст существенно меньше, чем у сосны (табл. 1). Подрост составляют ель и береза с небольшим участием осины, ивы козьей и сосны. Здесь в небольшом количестве встречаются валежины первой и второй стадий разложения и единичные ВПК. Число бореальных видов в травяно-кустарничковом ярусе в этой группе сообществ больше, чем в предыдущей, а доминирующие позиции занимает *Vaccinium myrtillus* (табл. 2). В ярусе D господствуют *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*, покрытие лишайников низкое. Почвы — подзолы иллювиально-железистые, по мощности горизонтов практически не отличающиеся от таковых в сообществах предыдущей группы.

4—5. Ельники черничные зеленомошные с низкой (4-я группа сообществ) и высокой (5-я группа) жизненностью ели отличаются от предыдущих абсолютным преобладанием в ярусе А ели и небольшой примесью березы и осины. Сосна в ярусе А имеет минимальные встречаемость и покрытие. Средний и максимальный возраст ели в сообществах этой группы меньше, чем в предыдущей (табл. 1). Исходя из сведений о низкой устойчивости ели к пожарам (Горшенин и др., 1981) и полного отсутствия огневых ран у деревьев в рассматриваемых группах сообществ, можно полагать, что существующее поколение ели не испытывало воздействия пожаров, хотя в отдаленном прошлом пожары непременно были, о чем можно судить по слоям углей в горизонте почв A_2. Флорически и эколого-ценотически эти ельники слабо отличаются (табл. 2—4). Различия проявляются в том, что для сообществ 4-й группы характерна минимальная (среди всех исследованных групп сообществ, кроме сосняков лишайниково-зеленомошных) сомкнутость крон. Кроме того, в ярусе А сообществ 4-й и 5-й групп существенно различаются диаметры и максимальные высоты елей, имеющих близкий средний и максимальный возраст (табл. 1).

В сообществах, где ель имеет низкую жизненность, ее онтогенез завершается, как правило, ветроломом. При этом не происходит педотурбаций и образования ВПК. Господствующая здесь черника достаточно быстро покрывает упавшие стволы деревь-

ТАБЛИЦА 4

Коэффициенты сходства (по Жаккару) типов старовозрастных лесов северной Карелии

Тип сообществ	2	3	4	5	6	7
1	0.5	0.4	0.5	0.4	0.4	0.3
2		0.6	0.7	0.6	0.4	0.3
3			0.6	0.6	0.4	0.3
4				0.7	0.5	0.4
5					0.5	0.4
6						0.6

ев, что сильно затрудняет возобновление ели, и в таких сообществах почти полностью отсутствует еловый подрост Напротив, в сообществах, где ель характеризуется высокой жизненностью, помимо ветроломов встречаются и ВПК, а также валеж первой и второй стадий разложения. В этих условиях на обнаженном субстрате появляется подрост берез и осины, а на валеже второй стадии разложения — подрост ели.

Рассматриваемые ельники несколько отличаются и положением на рельефе. Ельники черничные зеленомошные с низкой жизненностью ели чаще встречаются на плато, верхних и средних частях склонов, с высокой жизненностью ели — на средних и нижних частях склонов.

В напочвенном покрове сообществ обеих групп явно доминируют черника и зеленые мхи (*Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens, Ptilium crista-castrensis*), участие сфагновых мхов небольшое; одновременно сохраняется достаточно высокое видовое разнообразие лишайниковой синузии.

Почвы сообществ 4-й группы — иллювиально-гумусово-железистые подзолы (A_0 — 9—15 см, A_2 — 10—15 см) с общей мощностью почвенной толщи до 55 см. Почвы сообществ 5-й группы — дерново-подзолистые иллювиально-железистые. В отличие от почв в предыдущих сообществах здесь имеется светлогумусовый горизонт A_1 мощностью от 2 до 10 см, мощность подстилки (A_0) — 5—10 см, общая мощность почвенной толщи до 70 см.

Для сообществ 2—5-й групп характерно формирование достаточно мощного слоя подстилки, обладающего хорошими теплоизолирующими свойствами, что, вероятно, приводит к ухудшению условий роста деревьев в ходе сукцессии. Об этом свидетельствуют значительно меньшие значения среднего прироста ели в сообществах 2—5-й групп, чем в сообществах разнотравно-черничных и высокотравных ельников (группы 6—7) (табл. 5).

ТАБЛИЦА 5

Средний прирост (мм) по диаметру ели (на основе анализа возрастных кернов)

Класс возраста, лет	Тип сообществ	
	2—5	6, 7
101—150	0.67 ± 0.07	0.90 ± 0.08
151—200	0.75 ± 0.08	0.87 ± 0.06
201—250	0.66 ± 0.08	0.83 ± 0.05
251—300	0.48 ± 0.03	0.59 ± 0.05
301—350	—	0.51 ± 0.04

В отличие от сообществ трех предыдущих групп сообщества 6-й и 7-й групп имеют крайне ограниченное распространение. Однако они представляются наиболее интересными с научной и природоохранной точек зрения.

6. Ельники разнотравно-черничные зеленомошные, как и сообщества 5-й группы, приурочены к средним и нижним частям склонов. В ярусе А ельников разнотравно-черничных полностью отсутствует сосна, выше встречаемость берез, больше средний и максимальный возраст ели (табл. 1).

Наиболее четкий отличительный признак сообществ этой группы — переход черники из абсолютных доминантов травяно-кустарничкового яруса в содоминанты. Помимо черники содоминантами этого яруса выступают *Gymnocarpium dryopteris, Geranium sylvaticum, Maianthemum bifolium, Chamaepericlymenum suecicum*. Одновременно в травяно-кустарничковом ярусе значительно увеличивается число видов нитрофильной, опушечной и высокотравной эколого-ценотических групп (в понимании А. А. Ниценко, 1969), появляются неморальные виды (табл. 2); возрастает альфа-разнообразие и суммарное число видов трав, отмеченных на площадках (табл. 3). Такие значительные изменения в травяно-кустарничковом ярусе связаны с увеличением разнообразия микроместообитаний, представленных валежом всех трех стадий разложения, ямами и буграми ВПК. В мохово-лишайниковом ярусе доминирующие позиции занимают *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens* с участием *Polytrichum commune*. Участие лишайников крайне незначительно.

Почвы сообществ 6-й группы — дерново-подзолистые иллювиально-железистые. Мощность светлогумусового горизонта здесь выше, чем в сообществах пятой группы, — до 40 см. При этом общая мощность почвенной толщи также не превышает 70 см. В прикопках встречены дождевые черви. Единичные угли найдены лишь в отдельных прикопках в горизонте A_2.

7. Ельники высокотравные. Они приурочены, как правило, к средним и нижним частям склонов, дренированным ложбинам стока, крутым каменистым склонам и другим участкам, где вероятность распространения пожара крайне низка. Площадь таких участков обычно мала и составляет от десятых долей гектара до 1 га.

Физиономически ельники высокотравные четко отличаются от сообществ всех предыдущих групп. Облик высокотравных ельников определяется доминированием в живом напочвенном покрове папоротников (*Gymnocarpium dryopteris, Phegopteris connectilis, Diplazium sibiricum, Dryopteris assimilis* и др.), а также заметным участием высокотравья (*Cicerbita alpina, Angelica sylvestris, Cirsium heterophyllum, Calamagrostis phragmitoides, Chamaenerion angustifolium, Geranium sylvaticum*) (табл. 1).

Сомкнутость крон здесь выше, чем в остальных ельниках. При этом достаточно хорошо выражена мозаичность. Крупные окна, возникшие на месте групповых вывалов деревьев с большим количеством валежа всех стадий разложения и крупными ВПК чередуются с сомкнутыми биогруппами молодых и взрослых елей. Помимо ели значительную долю в древесном ярусе составляет береза. Возобновление берез приурочено к обнаженному субстрату ВПК, а ели — к валежу второй и третьей стадий разложения в окнах распада старых деревьев. В сообществах этой группы зафиксированы максимальные альфа-разнообразие и суммарное число видов, встреченных в описаниях, наибольшее разнообразие эколого-ценотических групп (табл. 2, 3). Интересным во флористическом отношении фактом является максимальное среди всех исследованных групп сообществ участие неморального (в понимании А. А. Ниценко, 1969) комплекса видов (*Milium effusum, Dryopteris filix-mas, Paris quadrifolia, Elymus caninus, Melica nutans* и др.) в травяно-кустарничковом ярусе. В то же время кустарнички и зеленые мхи, которые доминируют в ельниках чернично-зеленомошных (типы 3—5), занимают здесь подчиненные позиции и приурочены обычно к буграм ВПК. В западинах вывалов доминируют мхи родов *Sphagnum* и *Rhizomnium*, а также печеночники (табл. 1). Участие лишайников крайне незначительно, они растут лишь на комлевых частях вывалов.

Почва имеет слабо дифференцированный профиль, который состоит из подстилки мощностью до 6 см, темного аккумулятивно-гумусового горизонта мелкокомковатой

структуры мощностью до 56 см и метаморфического горизонта B_m мощностью до 20 см. В прикопках встречены дождевые черви. Угли в почвенном профиле не найдены. Данные почвы отнесены нами к типу буроземы, подтипу буроземы типичные. Эти почвы, относящиеся к отделу метаморфических, значительно отличаются от всех описанных выше почв, относящихся к отделу альфегумусовых (Классификация..., 1997). Поскольку эти почвы найдены под разновозрастными лесами, отличающимися значительным структурным и видовым разнообразием и, вероятно, не горевшими по крайней мере на протяжении жизни нескольких поколений, можно предположить, что в доисторическое время они были распространены значительно шире.

Флорически сходные с ельниками высокотравные сообщества описаны в национальном парке Паанаярви (Национальный..., 1991; Елина и др., 1994) и в «Костомукшском» заповеднике (Кулешова и др., 1996). Однако там они расположены в гидроморфных местообитаниях: вдоль ручьев, речек и в местах выклинивания грунтовых вод. Особенностью же рассматриваемых сообществ является их расположение в автоморфных местообитаниях, на средних частях склонов, в непосредственной близости с ельниками разнотравно-черничными и чернично-зеленомошными, но в связи с особенностями рельефа ельники высокотравные не были пройдены верховыми пожарами.

Заключение

Проведенные исследования позволили составить перечень признаков наименее нарушенных водораздельных северотаежных лесов в изученном массиве леса: 1) доминирование во всех ярусах ели и содоминирование мелколиственных видов (берез, осины, ивы козьей); 2) возобновление ели по валежу второй и третьей стадий разложения, мелколиственных видов на буграх ветровально-почвенных комплексов; 3) максимально возможное видовое богатство и одновременное присутствие в травяном покрове видов разных эколого-ценотических групп: неморальной, бореальной, боровой, нитрофильной и высокотравной; 4) доминирование в травяном покрове высокотравных видов; 5) наличие бурых лесных почв. Перечисленные признаки особенно ярко проявляются в высокотравных ельниках, сохранившихся на участках не пройденных пожарами.

Основная часть лесов обследованной территории развивалась под влиянием пожаров. В настоящее время на большей части территории сформировалось первое или второе после верховых пожаров поколение древесных видов, среди которых абсолютное господство получила ель. Ельники чернично-зеленомошные (с низкой жизненностью ели) (тип 4) представляют собой стадию регрессивной сукцессии, отличающуюся низким флористическим разнообразием и неблагоприятными условиями для возобновления ели. Ельники разнотравно-черничные зеленомошные (тип 5) и отчасти ельники черничные зеленомошные (с высокой жизненностью ели), где есть возобновление ели и мелколиственных видов, представляют собой стадии прогрессивной сукцессии, где увеличивается видовое и структурное разнообразие сообществ.

Авторы выражают благодарность директору Центра охраны дикой природы СоЭС (г. Москва) Д. Е. Аксенову за организацию экспедиции.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (проект № 98-04-48846, проект «Школа Исаева») и гранта EU-INTAS-97-30255.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Великайнен М. И. Еловые леса Карело-Финской ССР и характеристика их флористического состава. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск. 1958. 22 с.

Восточноевропейские широколиственные леса / Под ред. О. В. Смирновой. М., 1994. 364 с.
Горшенин Н. М., Диченков Н. А., Швиденко А. И. Лесная пирология. Львов, 1981. 160 с.
Громцев А. Н., Колымцев В. А., Шелехов А. М. Ландшафтные особенности и рекреационная оценка экосистем Паанаярвского национального парка // Природа и экосистемы Паанаярвского национального парка. Петрозаводск, 1995. 172 с.
Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. Методические разработки. М., 1989. 104 с.
Елина Г. А., Кузнецов О. Л., Девятова Э. И. и др. Современная и голоценовая растительность национального парка Паанаярви (северо-западная Карелия) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 4. С. 13—31.
Казимиров Н. И. Ельники Карелии. Л., 1971. 139 с.
Классификация почв России. М., 1997. 236 с.
Коротков В. Н. Новая парадигма в лесной экологии // Биол. науки. 1991. № 8. С. 7—20.
Кулешова Л. В., Коротков В. Н., Потапова Н. А. и др. Комплексный анализ послепожарных сукцессий в лесах Костомукшского заповедника (Карелия) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 4. С. 3—15.
Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломещ А. И. Методические указания для практикума по классификации растительности методом Браун-Бланке. Уфа, 1989а, 37 с.
Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989б. 223 с.
Морозова Р. М. Лесные почвы Карелии. Л., 1991. 184 с.
Национальный парк Паанаярви. Петрозаводск, 1991. 56 с.
Ниценко А. А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 7. С. 1002—1013.
Скворцова Е. Б., Уланова Н. Г., Басевич В. Ф. Экологическая роль ветровалов. М., 1983. 192 с.
Стороженко В. Г. Датировка разложения валежа ели // Экология. 1990. № 6. С. 66—69.
Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 183 с.
Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.
Экосистемы ландшафтов северо-запада северной тайги (структура и динамика). Петрозаводск, 1995. 194 с.
Юрковская Т. К. Растительный покров Карелии // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск, 1993. С. 8—36.
Яковлев Ф. С., Воронова В. С. Типы лесов Карелии и их природное районирование. Петрозаводск, 1959. 190 с.
Falinski J. B. Uprooted trees, their distribution and influence on primeval forest biotope // Vegetatio. 1986. Vol. 68. N 2. P. 109—114.
Smirnova O. V., Popadyuk R. V., Evstigneev O. O. et al. Current state of coniferous-broad-leaved forests in Russia and Ukraine: historical development, biodiversity, dynamics. Pushchino, 1995. 77 p.
The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Orlando etc., 1985. P. 235—252.
The mosaic-cycle concept of ecosystem / Ed. by H. Remmert. Berlin; Heidelberg; New York, 1991. 168 p.

Центр по проблемам экологии
и продуктивности лесов РАН
Москва
E-mail: smirnova@cepl.rssi.ru
Всероссийский научно-исследовательский
и информационный центр
по лесным ресурсам
Москва
E-mail: aricfr@aha.ru

Получено 23 VI 1998

SUMMARY

The basic forest communities are revealed on the territory of large forest tract growing in vicinities of Sieppitunturi mountain (Pjaozero forest management unit, northern Karelia). Postfire fruticulose spruce and pine-spruce communities with *Hylocomium, Pleurozium, Dicranum* predominate in the area. Their floristic diversity is low. Spruce forests with nemoral and tall grasses are the least affected by fire and they have maximum biodiversity. Grass spruce communities should be considered as the best candidates to be included into protected natural territories.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.251; 582 : 001.4

© Ю. Б. Околодков

СОВРЕМЕННАЯ СИСТЕМА ДИНОФЛАГЕЛЛАТ (*DINOFLAGELLATA*)

Yu. B. OKOLODKOV. A MODERN CLASSIFICATION OF DINOFLAGELLATES (*DINOFLAGELLATA*)

Приведена наиболее полная классификация динофлагеллат по Fensome et al. (1993) с изменениями, касающимися современных динофлагеллат. Впервые приводятся латинские диагнозы подсемейств *Gonyaulacoideae* и *Goniodomoideae* в порядке *Gonyaulacales*.

Ключевые слова: *Dinoflagellata*, классификация, филогения.

Статья является дополнением к обзору систем и современных воззрений на филогению динофлагеллат (Околодков, 2000). В ней приведена система современных и ископаемых динофлагеллат по Fensome et al. (1993) с учетом изменений, касающихся современных динофлагеллат (Elbrächter, 1993; Faust, Balech, 1993; Carbonell-Moore, 1994; Dodge, 1995; Horiguchi, 1995; Okolodkov, Dodge, 1995; Faust, Steidinger, 1998; Montresor et al., 1999). Ископаемые роды отмечены значком §. Перед названиями родов, систематическая принадлежность которых к таксонам надродового ранга сомнительна, сохранен знак вопроса. Названия новых таксонов ископаемых динофлагеллат даны в указателе G. L. Williams et al. (1998).

Отдел *Dinoflagellata* подразделен на 2 подотдела. Представители подотдела *Dinokaryota* обладают динокарионом по крайней мере на протяжении одной стадии жизненного цикла. Подотдел *Syndinea* с единственным классом *Syndiniophyceae* характеризуется эукариотическим ядром, хотя митотическое веретено, как и у *Dinokaryota*, внеядерное. Принадлежность *Syndinea* к динофлагеллатам обусловлена тем, что подвижные клетки у представителей этого подотдела диноконтного типа. Подотдел *Dinokaryota* подразделен на 3 класса. Представители класса *Dinophyceae* обладают постоянным динокарионом, который присутствует в клетке на протяжении всего жизненного цикла, а представители *Blastodiniphyceae* (паразитические организмы) и *Noctiluciphyceae* (свободноживущие) — временным, присутствующим на протяжении определенной части жизненного цикла. Большинство исследователей предполагают, что эукариотическое ядро у представителей *Blastodiniphyceae* и *Noctiluciphyceae* — реликтовый признак. В классификации Fensome et al. (1993) строение клеточных покровов динофлагеллат, называемых амфиесмой, и, в частности, наиболее стабильные признаки табуляции теки использованы в качестве основного критерия для разграничения таксонов в ранге от подкласса до семейства. Это значительно облегчило создание единой системы ископаемых и современных динофлагеллат. Изменчивые признаки табуляции учитываются лишь на уровне подсемейства. У ископаемых таксонов широко используются морфологические признаки, связанные с археопилем — отверстием в клеточной стенке цист. Тип археопиля учитывается в основном также на уровне подсемейства. Признаки табуляции, обладающие значительным постоянством, также широко использованы для разграничения родов. В конце названий таксонов приведены фамилии авторов и даты их обнародования. Название типового рода под названием таксона надродового ранга приведено первым, как в системе Fensome et al. (1993).

В классификации Fensome et al. (1993) 10 названий таксонов надродового уровня даны как автонимы. Ввиду неправильной трактовки понятия «автоним» авторами этой классификации в соответствии со статьями 32.1, 32.6 и 50B.1 Международного (Токийского) кодекса ботанической номенклатуры (1996) нами были внесены следующие исправления в фамилии авторов таксонов: *Ptychodiscoideae* (Schütt) Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams (sine auct. basion. et auct. comb.); *Mancodinioideae* (Below) Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams; *Pareodinioideae* Below; *Gonyaulacoideae* Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993 ex Okolodkov, *Goniodomoideae* Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993 ex Okolodkov, *Peridiniineae* Poche; *Peridinioideae* Bergh; *Congruentidioideae* Schiller. Два названия — *Gonyaulacoideae* и *Goniodomoideae* — nomen nudum, так как ни латинских диагнозов, ни описаний этих 2 подсемейств в работе Fensome et al. (1993) не приведено. В отличие от Fensome et al. (1993), которые считают название рода *Labouraia* Abé незаконным вследствие отсутствия типового вида, этот род включен нами в систему (в соответствии с работой Sournia (1973), предложившего *L. minuta* Abé в качестве типового вида), а род *Minuscula* Lebour, наоборот, исключен, так как мы считаем виды рода *Minuscula* представителями рода *Protoperidinium*.

Отдел *Dinoflagellata* (Bütschli) Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

Подотдел *Dinokaryota* Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

Класс Dinophyceae Pascher, 1914

Подкласс *Gymnodiniphycidae* Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

Порядок *Gymnodiniales* Apstein, 1909

Подпорядок *Gymnodiniineae* Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

Сем. *Gymnodiniaceae* (Bergh) Lankester, 1885

Gymnodinium Stein, 1878; ?*Algidasphaeridium* Matsuoka et Bujak, 1988; *Amphidinium* Claparède et Lachmann, 1859; *Bernardinium* Chodat in Chodat et Zender, 1923; *Cochlodinium* Schütt, 1896; *Filodinium* J. Cachon et M. Cachon, 1968; *Gyrodinium* Kofoid et Swezy, 1921; ?*Herdmania* Dodge, 1981; *Katodinium* Fott, 1957; *Lepidodinium* Watanabe, Inouye, Sawaguchi et Chihara, 1990; *Paulsenella* Chatton, 1920; *Pavillardia* Kofoid et Swezy in Kofoid, 1920; *Phaeopolykrikos* Chatton, 1933; *Schizochytriodinium* Elbrächter, 1988; *Syltodinium* Drebes, 1988; *Torodinium* Kofoid et Swezy, 1921; *Woloszynskia* Thompson, 1951

Сем. *Polykrikaceae* Kofoid et Swezy, 1921

Polykrikos Bütschli, 1873

Сем. *Warnowiaceae* Lindemann, 1928

Warnowia Lindemann, 1928; *Erythropsidinium* Silva, 1960; *Greuetodinium* Loeblich III, 1980; *Nematodinium* Kofoid et Swezy, 1921; *Nematopsides* Greuet, 1973; *Proterythropsis* Kofoid et Swezy in Kofoid, 1920; *Protopsis* Kofoid et Swezy, 1921

Подпорядок *Actiniscineae* (Sournia) Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

Сем. *Actiniscaceae* Kützing, 1844

Actiniscus (Ehrenberg) Ehrenberg, 1843; §*Carduifolia* Hovasse, 1932 ex Hovasse, 1932; §*Cintactiniscus* Dumitrica, 1973; *Diaster* Meunier, 1910; §*Foliactiniscus* Dumitrica, 1973

Сем. *Dicroerismaceae* Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

Dicroerisma Taylor et Cattell, 1969

Порядок *Ptychodiscales* Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

Сем. *Ptychodiscaceae* Willey et Hickson, 1909

Подсем. *Dinogymnioideae* (Sarjeant et Downie) Fensome et al., 1993;

§*Dinogymnium* Evitt, Clarke et Verdier, 1967; §*Alisogymnium* Lentin et Vozzhennikova, 1990; §*Amphigymnium* Lentin et Vozzhennikova, 1990; §*Yolkinigymnium* Lentin et Vozzhennikova, 1990

Подсем. *Ptychodiscoideae* (Schütt) Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993, sine auct. basion. et auct. comb.

Ptychodiscus Stein, 1883; *Balechina* Loeblich Jr. et Loeblich III, 1968; *Berghiella* Kofoid et Michener, 1911; ?*Ceratoperidinium* Margalef, 1969 ex Loeblich III, 1980; *Kolkwitziella* Lindemann, 1919; ?*Lissaiella* Lindemann, 1928; ?*Lophodinium* Lemmermann, 1910

Сем. *Amphitholaceae* Poche, 1913 ex Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

Amphitholus Schütt, 1895; *Achradina* Lohmann, 1903; ?*Monaster* Schütt, 1895; *Sclerodinium* Dodge, 1981

Сем. *Brachydiniaceae* Sournia, 1972

Brachydinium Taylor, 1963; *Asterodinium* Sournia, 1972; *Microceratium* Sournia, 1972

Порядок *Suessiales* Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

Сем. *Suessiaceae* Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

§*Suessia* Morbey, 1975; §*Beaumontella* Below, 1987; §*Noricysta* Bujak et Fisher, 1976; *Polarella* Montresor, Procaccini et Stoecker, 1999; §*Wanneria* Below, 1987

Сем. *Symbiodiniaceae* Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

Symbiodinium Freudenthal, 1962

Подкласс *Peridiniphycidae* Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

Порядок *Gonyaulacales* Taylor, 1980

Подпорядок *Rhaetogonyaulacineae* Norris, 1978

Сем. *Shublikodiniaceae* Wiggins, 1973

§*Rhaetogonyaulax* Sarjeant, 1966; §*Dapcodinium* Evitt, 1961

Подпорядок *Cladopyxiineae* Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

Сем. *Mancodiniaceae* Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

Подсем. *Mancodinioideae* (Below) Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

§*Mancodinium* Morgenroth, 1970; §*Dinaurelia* Wille et Gocht, 1985; §*Maturodinium* Morgenroth, 1970; §?*Rosswangia* Wille et Gocht, 1985

Подсем. *Luehndeoideae* Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

§*Luehndea* Morgenroth, 1970

Сем. *Cladopyxiaceae* Stein, 1883

Cladopyxis Stein, 1883; *Acanthodinium* Kofoid, 1907; *Amphidoma* Stein, 1883; §?*Beyrichodinium* Below, 1990; §*Cladopyxidium* McLean, 1972; §*Druggidium* Habib, 1973; §*Fibradinium* Morgenroth. 1968: §*Freboldinium* Below, 1990; §?*Gillnia* Cookson et Eisenack, 1960; §*Glyphanodinium* Drugg, 1964; §*Histiocysta* Davey, 1969; §*Hyaloshaera* Prauss, 1989; *Micracanthodinium* Deflandre, 1937; §*Microdinium* Cookson et Eisenack, 1960; §*Mikrocysta* Bjaerke, 1980; *Palaeophalacroma* Schiller, 1928; *Peridiniella* Kofoid et Michener, 1911; ?*Sinodinium* Nie Dashu, 1945; §*Subtilidinium* Morgenroth, 1968; §?*Walvisia* Miles, 1990; §*Wervekodinium* Below, 1990

Сем. *Scriniocassiaceae* Sarjeant et Downie, 1966

§*Scriniocassis* Gocht, 1964; §?*Parascriniocassis* Below, 1990

Сем. *Lotharingiaceae* Fensome, Taylor, Norris. Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

§*Lotharingia* Below, 1990; §*Saxodinium* Below, 1990

Сем. *Pareodiniaceae* Gocht, 1957

Подсем. *Broomeoideae* (Eisenack) Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

§*Broomea* Cookson et Eisenack, 1958; §*Aprobolocysta* Duxbury, 1977; §*Batioladinium* Brideaux, 1975; §*Cantulodinium* Alberti, 1961; §*Carpathodinium* Drugg, 1978; §?*Evansia* Pocock, 1972; §*Kalyptea* Cookson et Eisenack, 1960; §*Netrelytron* Sarjeant, 1961; §*Paraevansia* Below, 1990; §?*Paranetrelytron* Sarjeant, 1966

Подсем. *Pareodinioideae* Below, 1990

§*Pareodinia* Deflandre, 1947; §*Arkellea* Below, 1990, §*Gochteodinia* Norris, 1978, §*Gresslyodinium* Below, 1990; §?*Imbatodinium* Vozzhennikova, 1967; §*Lacrymodinium* Albert, Evitt et Stein, 1986; §*Paragonyaulacysta* Johnson et Hills, 1973; §*Protobatioladinium* Nohr-Hansen, 1986

Подсем. Incertae sedis

§?*Cornudinium* Pocock, 1972; §*Tabulodinium* Dodekova, 1990; §?*Pluriarvalium* Sarjeant, 1962

Сем. Incertae sedis

Rhiptocorys Lejeune-Carpentier et Sarjeant, 1983

Подпорядок *Gonyaulacineae* Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

Сем. *Gonyaulacaceae* Lindemann, 1928

Подсем. *Leptodinioideae* Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

§*Leptodinium* Klement, 1960; §*Acanthaulax* Sarjeant, 1968; §*Ambonosphaera* Fensome, 1979; §*Amphoruia* Dodekova, 1969; §*Areosphaeridium* Eaton, 1971; §*Carpodinium* Cookson et Eisenack, 1962; §*Cernicysta* Stover et Helby, 1987; §?*Clathroctenocystis* Wiggins, 1972; §?*Conosphaeridium* Cookson et Eisenack, 1969; §*Ctenidodinium* Deflandre, 1939; §*Cymososphaeridium* Davey, 1982; §*Diacanthum* Habib, 1972; §*Dichadogonyaulax* Sarjeant, 1966; §*Durotrigia* Bailey, 1987; §*Eatonicysta* Stover et Evitt, 1978; §?*Egmontodinium* Gitmez et Sarjeant, 1972; §*Emmetrocysta* Stover, 1975; §*Endoscrinium* (Klement) Vozzhennikova, 1967; §?*Energlynia* Sarjeant, 1976; §*Eodinia* Eisenack, 1936; §*Herendeenia* Wiggins, 1969; §*Kleithriasphaeridium* Davey, 1974; §*Lanterna* Dodekova, 1969; §*Limbodinium* Riding, 1987; §*Lithodinia* Eisenack, 1935; §?*Litosphaeridium* Davey et Williams, 1966; §*Lophocysta* Manum, 1979; §*Meiourogonyaulax* Sarjeant, 1966; §*Occisucysta* Gitmez, 1970; §?*Ochetodinium* Damassa, 1979; §*Oligosphaeridium* Davey et Williams, 1966; §*Omatia* Cookson et Eisenack, 1958; §?*Perisseiasphaeridium* Davey et Williams, 1966; §*Rhynchodiniopsis* Deflandre, 1935; §*Rigaudella* Below, 1982; §*Rotosphaeropsis* Davey, 1988; §*Sirmiodinium* Alberti, 1961; §?*Stiphrosphaeridium* Davey, 1982; §*Systematophora* Klement, 1960; §*Tehamadinium* Jan du Chêne, Becheler, Helenes et Masure, 1986; §?*Wanaea* Cookson et Eisenack, 1958

Подсем. *Cribroperidinioideae* Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

§*Cribroperidinium* Neale et Sarjeant, 1962; §*Achilleodinium* Eaton, 1976; §?*Aldorfia* Stover et Evitt, 1978; §*Apteodinium* Eisenack, 1958; §*Araneosphaera* Eaton, 1976; §*Carpatella* Grigorovich, 1969; §*Conneximura* May, 1980; §*Cordosphaeridinium* Eisenack, 1963; §*Cryptarchaeodinium* Deflandre, 1939; §*Damassadinium* Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993; §*Diphyes* Cookson, 1965; §?*Disphaerogena* O. Wetzel, 1933; §*Epitricysta* Stover et Helby, 1987; §*Florentinia* Davey et Verdier, 1973; §*Hapsocysta* Davey, 1979; §*Hystrichokolpoma* Klumpp, 1953; §*Ifecysta* Jan du Chêne et Adediran, 1985; §?*Kallosphaeridium* de Coninck, 1969; §*Kenleyia* Cookson et Eisenack, 1965; §*Korystocysta* Woollam, 1983; *Lingulodinium* Wall, 1967; §*Meristaulax* Sarjeant, 1984; §?*Millioudodinium* Stover et Evitt, 1978; §*Muratodinium* Drugg, 1970; §?*Pandadinium* Courtinat, 1989; ?*Protoceratium* Bergh, 1881; §*Samlandia* Eisenack, 1954;

§*Silicisphaera* Davey et Verdier, 1976; §*Spongodinium* Deflandre, 1936; §*Stoveracysta* Clowes, 1985; §*Thalassiphora* Eisenack et Gocht, 1960; §*Subathua* Khanna et H. P. Singh, 1980; §*Turbiosphaera* Archangelsky, 1969; §*Wigginsiella* Lucas-Clark, 1987

Подсем. *Gonyaulacoideae* Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993 ex Okolodkov subfam. nov.

Structura areae ventralis typi-S species familiae *Gonyaulacaceae* a specibus subfamiliarum *Leptodinioideae* et *Cribroperidinioideae* aream ventralem typi-L habentibus, differt. Typum-S tales characteres distinguunt: 1) cinguli apices superimponere possunt; 2) sulcus obliquus aut sigmoideus est; 3) sextae praecingularis tabulae homologus, huius margines laterales ad apicem congrediuntur, triangularis sive fere triangularis est; 4) quartae apicalis tabulae homologus reductus aut deest; 5) sextae praecingularis tabulae homologus primum homologum anterioris tabulae sulci adjacentem ad homologum quartae tertiaeve apicalis tabulae. Terminus inter homologos postcingularium tabularum quartae quintaeque in dorsali latere cellulae positus atque dextrorum a media longitudiniali cellulae linea remotus est, insuper quartae postcingularis tabulae homologus adversus homologum tertiae praecingularis tabulae collocatus est. Tres quattuorve apicales tabulae atque sex tabulae praecingulares assunt (ratione tabulationis Kofoid).

Typus: *Gonyaulax* Diesing, 1866.

Представители сем. *Gonyaulacaceae* со строением брюшного поля S-типа, что отличает их от представителей подсем. *Leptodinioideae* и *Cribroperidinioideae*, у которых брюшное поле L-типа. S-тип характеризуется следующими признаками: 1) концы поперечной борозды (пояска) могут перекрываться; 2) продольная борозда косая или сигмоидная; 3) гомолог шестой предпоясковой пластинки треугольный или почти треугольный, ее латеральные края сходятся к апексу; 4) гомолог четвертой апикальной пластинки редуцирован или отсутствует; 5) гомолог шестой предпоясковой пластинки может не контактировать с гомологом первой апикальной пластинки вследствие контакта между гомологом передней пластинки продольной борозды и гомологом четвертой или третьей апикальной пластинки. Граница между гомологами четвертой и пятой постпоясковых пластинок, расположенная на дорсальной стороне клетки, смещена вправо от продольной средней линии клетки, причем гомолог четвертой постпоясковой пластинки находится напротив гомолога третьей предпоясковой. Имеется 3 или 4 апикальные пластинки и 6 предпоясковых пластинок (по системе табуляции Кофойда).

Тип: *Gonyaulax* Diesing, 1866.

Gonyaulax Diesing, 1866; *Acanthogonyaulax* (Kofoid) Graham, 1942; §*Achomosphaera* Evitt, 1963; *Amylax* Meunier, 1910; §*Ataxiodinium* Reid, 1974; §?*Avellodinium* Duxbury, 1977; §*Bitectatodinium* Wilson, 1973; §?*Cannosphaeropsis* O. Wetzel, 1933; §?*Catastomocystis* C. Singh, 1983; §*Corrudinium* Stover et Evitt, 1978; §?*Ectosphaeropsis* Londeix et Jan du Chêne, 1988; §*Evittosphaerula* Manum, 1979; §*Exiguisphaera* Duxbury, 1979; §*Gonyaulacysta* Deflandre, 1964; §*Hystrichosphaeropsis* Deflandre, 1935; §?*Hystrichostrogylon* Agelopoulos, 1964; §*Impagidinium* Stover et Evitt, 1978; §*Nematosphaeropsis* Deflandre et Cookson, 1955; §?*Okerisphaeridium* Kunz, 1990; §*Pentadinium* Gerlach, 1961; §*Prionodinium* Leffingwell et Morgan, 1977; §*Psaligonyaulax* Sarjeant, 1966; §*Pterodinium* Eisenack, 1958; §*Rottnestia* Cookson et Eisenack, 1961; §*Spiniferites* Mantell, 1850; *Spiraulax* Kofoid, 1911; §*Tectatodinium* Wall, 1967; §*Trabeculidium* Duxbury, 1980; §?*Triblastula* O. Wetzel, 1933; §*Tubotuberella* Vozzhennikova, 1967; §*Unipontidinium* Wrenn, 1988

Подсем. Incertae sedis

§*Actinotheca* Cookson et Eisenack, 1960; §*Aireiana* Cookson et Eisenack, 1965; §?*Amphorosphaeridium* Davey, 1969; §?*Arachnodinium* Wilson et Clowes, 1982; §?*Archeotec-*

tatum Habib, 1972; §?*Barbatacysta* Courtinat, 1989; §*Belodinium* Cookson et Eisenack, 1960; §*Callaiosphaeridium* Davey et Williams, 1966; §?*Chytroeisphaeridia* (Sarjeant) Downie et Sarjeant, 1965; §?*Cometodinium* Deflandre et Courteville, 1939; §?*Compositosphaeridium* Dodekova, 1974; §?*Coronifera* Cookson et Eisenack, 1958; §?*Corradinisphaeridium* Masure, 1986; §?*Diphasiosphaera* Duxbury, 1980; §?*Discorsia* Duxbury, 1977; §?*Dissiliodinium* Drugg, 1978; §?*Emslandia* Gerlach, 1961; §?*Escharisphaeridia* Erkmen et Sarjeant, 1980; §?*Fibrocysta* Stover et Evitt, 1978; §?*Filisphaera* Bujak, 1984; §?*Foucheria* Monteil; §*Furzidinium* Stancliffe, 1991; §?*Galeacysta* Corradini et Biffi, 1988; §*Gelatia* Bujak, 1984; §*Glossodinium* Ioannides, Stavrinos et Downie, 1980; §?*Gongylodinium* Fenton, Neves et Piel, 1980; §?*Gordiacysta* Miles, 1990; §?*Habibacysta* Head, Norris et Mudie, 1989; §?*Helbydinium* Snape, 1992; §*Hemiplacophora* Cookson et Eisenack, 1965; §?*Hemisphaeridium* Bujak, 1980; §?*Histiophora* Klement, 1960; §*Hurunuia* Wilson, 1984; §?*Hystrichodinium* Deflandre, 1935; §?*Hystrichosphaerina* Alberti, 1961; §?*Invertocysta* Edwards, 1984; §*Isthmocystis* Duxbury, 1979; §?*Kaiwaradinium* Wilson, 1978; §?*Kiokansium* Stover et Evitt, 1978; §?*Komewuia* Cookson et Eisenack, 1960; §?*Lagenorhytis* Duxbury, 1979; §?*Lanternosphaeridium* Morgenroth, 1966; §?*Liesbergia* Berger, 1986; §?*Melitasphaeridium* Harland et Hill, 1979; §*Mosaicodinium* Dodekova, 1990; §?*Muraticysta* Head, Norris et Mudie, 1989; §?*Nelchinopsis* Wiggins, 1972; §?*Neodiacrodium* Fedorova-Shakhmundes, 1975; §?*Nexosispinum* Davey, 1979; §?*Pervosphaeridium* Yun Hyesu, 1981; §?*Pilosidinium* Courtinat, 1989; §?*Polystephanephorus* Sarjeant, 1961; §?*Protoellipsodinium* Davey et Verdier, 1971; §?*Pyxidinopsis* Habib, 1975; §?*Saturnodinium* Brinkhuis, Powell et Zevenboom, 1992; §?*Scriniodinium* Klement, 1957; §?*Sentusidinium* Sarjeant et Stover, 1978; §*Sirmiodiniopsis* Drugg, 1978; §?*Stephodinium* Deflandre, 1936; §?*Surculosphaeridium* Davey, Downie, Sarjeant et Williams, 1966; §*Taeniophora* Klement, 1960; §?*Trichodinium* Eisenack et Cookson, 1960; §?*Vexillocysta* Harding, 1990; §?*Xenicodinium* Klement, 1960; §?*Yalkalpodinium* Morgan, 1980

Сем. *Ceratocoryaceae* Lindemann, 1928

Ceratocorys Stein, 1883; §*Maghrebinia* Below, 1981

Сем. *Areoligeraceae* Evitt, 1963

§*Areoligera* Lejeune-Carpentier, 1938; §*Adnatosphaeridium* Williams et Downie, 1966; §*Atlantodinium* Zotto, Drugg et Habib, 1987; §*Cannigia* Cookson et Eisenack, 1960; §*Canninginopsis* Cookson et Eisenack, 1960; §*Cassidium* Drugg, 1967; §*Cauveridinium* Khowaja Ateequzzaman et Jain, 1990; §*Chiropteridium* Gocht, 1960; §*Circulodinium* Alberti, 1961; §*Cyclonephelium* Deflandre et Cookson, 1955; §*Gerdiocysta* Liengjarern, Costa et Downie, 1980; §*Glaphyrocysta* Stover et Evitt, 1978; §*Membranophoridium* Gerlach, 1961; §*Palynodinium* Gocht, 1970; §*Renidinium* Morgenroth, 1968; §*Riculacysta* Stover, 1977; §*Schematophora* Deflandre et Cookson, 1955; §*Senoniasphaera* Clarke et Verdier, 1967; §*Tenua* Eisenack, 1958

Подпорядок *Ceratiineae* Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

Сем. *Ceratiaceae* Wiley et Hickson, 1909

Ceratium Schrank, 1793; §*Aptea* Eisenack, 1958; §?*Australisphaera* Davey, 1978; §*Balmula* Bint, 1986; §*Endoceratium* Vozzhennikova, 1965; §*Muderongia* Cookson et Eisenack, 1958; §*Nyktericysta* Bint, 1986; §*Odontochitina* Deflandre, 1935; §*Odontochitinopsis* Eisenack, 1961; §*Phoberocysta* Millioud, 1969; §*Pseudoceratium* Gocht, 1957; §*Vesperopsis* Bint, 1986; §*Xenascus* Cookson et Eisenack, 1969

Подпорядок *Goniodomineae* Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

Сем. *Goniodomaceae* Lindemann, 1928

Подсем. *Goniodomoideae* Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993 ex Okolodkov subfam. nov.

Species familiae *Goniodomineae* et a subfamilia *Pyrodinioideae* propter homologum posterioris tabulae sulci extra sulcum positum differunt, neque cellulas dorsiventraler compressas, quemadmodum apud subfamiliam *Gambierdiscoideae*, habent. Cum species subfamiliae *Helgolandinioideae* cystas de cellulosa compositas habeant, cystae, si fiant, de dinosporino compositae sunt. Cum primae apicalis tabulae homologus subfamiliae *Pyrodinioideae* intra fines sulci dispositus sit, primae apicalis tabulae homologus extra sulcum dispositus est. Trini tabulis in utroque polo cellulae positis, epithecae tabulatio tabulationi hypothecae similis est, quod subfamiliam *Goniodomoideae* a ceteris specibus familiarum *Goniodomineae* differt.

Typus: *Goniodoma* Stein, 1883.

Представители сем. *Goniodomineae*, у которых гомолог задней пластинки продольной борозды расположен за пределами продольной борозды в отличие от подсем. *Pyrodinioideae*. Клетки не сжатые дорсовентрально в отличие от подсем. *Gambierdiscoideae*. Цисты, если имеются, из диноспорина (у представителей подсем. *Helgolandinioideae* цисты из целлюлозы). Гомолог первой апикальной пластинки расположен за пределами продольной борозды (у представителей подсем. *Pyrodinioideae* — в пределах продольной борозды). В отличие от других подсемейств сем. *Goniodomineae* у представителей подсем. *Goniodomoideae* табуляция эпитеки сходна с табуляцией гипотеки: на обоих полюсах клетки имеется по пластинке.

Тип: *Goniodoma* Stein, 1883.

Goniodoma Stein, 1883; §*Heteraulacacysta* Drugg et Loeblich Jr., 1967; *Pachydinium* Paviilard, 1915

Подсем. *Gambierdiscoideae* Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

Gambierdiscus Adachi et Fukuyo, 1979; *Coolia* Meunier, 1919; *Ostreopsis* Schmidt, 1902

Подсем. *Helgolandinioideae* Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

Helgolandinium von Stosch, 1969; *Alexandrium* Halim, 1960; *Fragilidium* Balech, 1959 ex Loeblich III, 1965 *Pyrophacus* Stein, 1883

Подсем. *Pyrodinioideae* Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

Pyrodinium Plate, 1906; §*Alisocysta* Stover et Evitt, 1978; §*Biconidinium* Islam, 1983; §*Dinopterygium* Deflandre, 1935; §*Eisenackia* Deflandre et Cookson, 1955; §*Eocladopyxis* Morgenroth, 1966; §*Homotryblium* Davey et Williams, 1966; §*Hystrichosphaeridium* Deflandre, 1937; §?*Taleisphaera* Duxbury, 1979; §*Tubidermodinium* Morgenroth, 1966

Сем. *Pyrocystaceae* Apstein, 1909

Pyrocystis Murray, 1885 ex Haeckel, 1890

Подпорядок Incertae sedis

Сем. *Heterodiniaceae* Lindemann, 1928

Heterodinium Kofoid, 1906

Сем. *Crypthecodiniaceae* Biecheler, 1938 ex Chatton, 1952

Crypthecodinium Biecheler, 1938

Сем. Incertae sedis

§*Aiora* Cookson et Eisenack, 1960; §*Amiculosphaera* Harland, 1979; ?*Amphidiniella* Horiguchi, 1995; §*Atopodinium* Drugg, 1978; §*Balcattia* Cookson et Eisenack, 1974; §*Balteocysta* Stover et Evitt, 1978; §*Batiacasphaera* Drugg, 1970; §*Boreocysta* Stover et Evitt, 1978; §*Buorkidinium* Morgan, 1975; §*Bradleyella* Woollam, 1983; §*Caligodinium* Drugg, 1970; §*Carnarvonodinium* Parker, 1988; §*Cassiculosphaeridia* Davey, 1969; §*Cauca* Davey et Verdier, 1971; *Centrodinium* Kofoid, 1907; §*Cerebrocysta* Bujak, 1980; §*Chlamydophorella* Cookson et Eisenack, 1958; §*Cirrusphaera* Monteil, 1992; §*Cleistosphaeridium* Davey, Downie, Sarjeant et Williams, 1966; §*Codoniella* Cookson et Eisenack, 1961; §*Dapsilidinium* Bujak, Downie, Eaton et Williams, 1980; §*Desmocysta* Duxbury, 1983; §*Dingodinium* Cookson et Eisenack, 1958; §?*Dissimulidinium* May, Stevens et Partridge, 1987; §*Distatodinium* Eaton, 1976; *Dolichodinium* Kofoid et Adamson, 1933; §*Dorocysta* Davey, 1970; §*Duosphaeridium* Davey et Williams, 1966; §*Ellipsodinium* Clarke et Verdier, 1967; §*Ellipsoidictyum* Klement, 1960; §*Elytrocysta* Stover et Evitt, 1978; §*Epiplosphaera* Klement, 1960; §*Exochosphaeridium* Davey, Downie, Sarjeant et Williams, 1966; §*Fistulacysta* Davey, 1988; §*Flamingoia* Stevens et Helby, 1987; §*Fusiformacysta* Morgan, 1975; §*Gagiella* Backhouse, 1988; §*Gardodinium* Alberti, 1961; *Goniodinium* Dangeard, 1927; §*Gramocysta* Lund et Lund-Christensen in Daniels, Lund, Lund-Christensen et Uffenorde, 1990; §*Hapsidaulax* Sarjeant, 1975; §*Heslertonia* Sarjeant, 1966; §*Heterosphaeridium* Cookson et Eisenack, 1968; §*Hurlandsia* Lister et Batten, 1988; §?*Impletosphaeridium* Morgenroth, 1966; §*Indodinium* Kumar, 1986; §*Jansonia* Pocock, 1972; §*Labyrinthodinium* Piasecki, 1980; §*Lacunodinium* He Chengquan, 1984; §*Laticavodinium* Wilson et Sarjeant in Sarjeant, 1984; §*Levisphaera* Davey, 1988; §?*Membranilarnacia* Eisenack, 1963; §*Membranilarnax* O. Wetzel, 1933; §*Mendicodinium* Morgenroth, 1970; §*Microsphaeridium* Benedek, 1972; §*Montanarocysta* Corradini, 1973; §*Mooradinium* Backhouse, 1988; §*Omatidium* Courtinat in Courtinat et Gaillard, 1980; §*Pannosiella* Batten et Lister, 1988; §?*Papuadinium* Davey, 1988; §*Parvocavatus* Gitmez, 1970; §*Parvulodinium* Dodekova, 1975; §?*Paucibucina* Jiabo, 1978; §*Paucisphaeridium* Bujak, Downie, Eaton et Williams, 1980; §*Peridictyocysta* Cookson et Eisenack, 1974; §*Phanerodinium* Deflandre, 1937; *Plagiodinium* Faust et Balech, 1993; *Planodinium* Saunders et Dodge, 1984; §*Polygonifera* Habib, 1972; §*Productodinium* Davey, 1988; §*Raetiaedinium* Kirsch, 1991; §*Raphidodinium* Deflandre, 1936; §*Resticulasphaera* Harding, 1990; §?*Reticulatosphaera* Matsuoka, 1983; §*Romanodinium* Baltes, 1971; §*Sahulidinium* Stover et Helby, 1987; §*Sokolovidinium* Lentin et Vozzhennikova, 1990; §*Spiniferopsis* He Chengquan, 1984; §*Tanyosphaeridium* Davey et Williams, 1966; §?*Tetrachacysta* Backhouse, 1988; *Thecadiniopsis* Croome, Hallegraeff et Tyler, 1987; *Thecadinium* Kofoid et Skogsberg, 1928; §?*Trigonopyxidia* Cookson et Eisenack, 1961; §*Valensiella* Eisenack, 1963; §*Warrenia* Monteil, 1992; §*Xiphophoridium* Sarjeant, 1966

Порядок *Peridiniales* Haeckel, 1894

Подпорядок *Heterocapsineae* Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

Сем. *Heterocapsaceae* Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

Heterocapsa Stein, 1883; §*Andreedinium* Below, 1987; §*Angustidinium* Goodman et Evitt, 1981; *Cachonina* Loeblich III, 1968; §*Facetodinium* Bjaerke, 1980; §*Liasidium* Drugg, 1978, §*Moesiodinium* Antonescu, 1974; §*Ovalicysta* Bjaerke, 1980; §*Parvocysta* Bjaerke, 1980; §*Reutlingia* Drugg, 1978; §*Susadinium* Dörhöfer et Davies, 1980

Подпорядок *Glenodiniineae* Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

Сем. *Glenodiniaceae* Wiley et Hickson, 1909

Glenodinium Ehrenberg, 1836; *Glenodiniopsis* Wołoszyńska, 1916

Подпорядок *Peridiniineae* Poche, 1913

Сем. *Peridiniaceae* Ehrenberg, 1831

Подсем. *Papaeoperidinioideae* (Vozzhennikova) Bujak et Davies, 1983

§*Palaeoperidinium* Deflandre, 1934; §*Chichaouadinium* Below, 1981; §*Colonsaydinium* Hunt in Hunt, Andrews et Gilbertson, 1985; §?*Diconodinium* Eisenack et Cookson, 1960; §*Dioxya* Cookson et Eisenack, 1958; §*Geiselodinium* Krutzsch, 1962; §*Ginginodinium* Cookson et Eisenack, 1960; §?*Indosphaera* Kumar, 1986; §*Jinhudinium* Qian Zeshu, Chen Yongxiang et He Chengquan, 1986; §*Laciniadinium* McIntyre, 1975; §*Luxadinium* Brideaux et McIntyre, 1975; §*Palaeohystrichophora* Deflandre, 1935; §?*Phthanoperidinium* Drugg et Loeblich Jr., 1967; §*Saeptodinium* Harris, 1974; §*Soaniella* Vozzhennikova, 1967; §*Subtilisphaera* Jain et Millipied, 1973; §*Teneridinium* Krutzsch, 1962; §*Vectidinium* Liengjarern, Costa et Downie, 1980; §*Williamsidinium* Lentin, 1983

Подсем. *Deflandreoideae* Bujak et Davies, 1983

§*Deflandrea* Eisenack, 1938; §*Abratopdinium* Mao Shaozhi et Mohr, 1992; §*Alterbidinium* Lentin et Williams, 1985; §*Amphidiadema* Cookson et Eisenack, 1960; §*Andalusiella* Riegel, 1974; §*Arvalidinium* Lentin et Vozzhennikova, 1990; §*Bulbodinium* O. Wetzel, 1960; §*Cerodinium* Vozzhennikova, 1967; §*Chatangiella* Vozzhennikova, 1963; §*Eucladinium* Stover et Evitt. 1978; §*Eurydinium* Stover et Evitt, 1978; §?*Evittodinium* Deflandre, 1964; §*Gippslandia* Stover et Williams, 1987; §*Godavariella* Mehrotra et Sarjeant, 1987; §*Haxagonifera* Cookson et Eisenack, 1961; §*Isabelidinium* Lentin et Williams, 1977; §*Lentinia* Bujak, 1980; §*Manumiella* Bujak et Davies, 1983; §*Nelsoniella* Cookson et Eisenack, 1960; §*Palaeocystodinium* Alberti, 1961; §*Pierceites* Habib et Drugg, 1987; §*Planoperidinium* de Coninck, 1986; §?*Pyxidiella* Cookson et Eisenack, 1958; §*Satyrodinium* Lentin et Manum, 1986; §*Senegalinium* Jain et Millipied, 1973; §*Smolenskiella* Vozzhennikova, 1967; §*Spinidinium* Cookson et Eisenack, 1962; §?*Sumatradinium* Lentin et Williams, 1976; §*Svalbardella* Manum, 1960; §*Trivalvadinium* Islam, 1983; §*Uvatodinium* Vozzhennikova, 1963; §*Vozzhennikovia* Lentin et Williams, 1976; §*Xenikoon* Cookson et Eisenack, 1960; §?*Xuidinium* Mao Shaozhi et Norris, 1988

Подсем. *Calciodinelloideae* Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

§*Calciodinellum* Deflandre, 1947; §*Alasphaera* Keupp, 1979; §*Bicarinellum* Deflandre, 1948; *Bysmatrum* M. A. Faust et Steidinger, 1998; §?*Calcicarpinum* Deflandre, 1948; §*Calcigonellum* Deflandre, 1948; §*Calcipterellum* Deflandre, 1948; §*Carinellum* Keupp, 1981; §?*Cubodinellum* Keupp, 1987; §?*Dimorphosphaera* Keupp, 1980; §?*Echinodinella* Keupp, 1980; *Ensiculifera* Balech, 1967; §*Gonellum* Keupp, 1987; §?*Heptasphaera* Keupp, 1979; §?*Keuppisphaera* Lentin et Williams, 1989; §?*Nephrodinella* Keupp, 1981; §?*Orthocarinellum* Keupp, 1987; §*Orthopithonella* Keupp in Keupp et Mutterlose, 1984; §*Pirumella* Bolli, 1980; §*Praecalcigonellum* Keupp et Versteegh, 1989; ?*Pithonella* Lorenz, 1901; *Scrippsiella* Balech, 1959 ex Loeblich III, 1965; §?*Sliteria* Krasheninnikov et Basov, 1983; §*Sphaerodinella* Keupp et Versteegh, 1989; §*Tetramerosphaera* Willems, 1985; §*Tetratropis* Willems, 1990

Подсем. *Ovoidinioideae* (Norris) Bujak et Davies, 1983

§*Ovoidinium* Davey, 1970; §*Ascodinium* Cookson et Eisenack, 1960; §*Bohaidina* Jiabo, 1978; §*Bosedinia* He Chengquan, 1984; §*Cepadinium* Duxbury, 1983; §?*Corculodinium* Batten et Lister, 1988; §?*Craspedodinium* Cookson et Eisenack, 1960; §*Epelidosphaeridia* Davey, 1969; §*Holmwoodinium* Batten, 1985; §*Huanghedinium* Zhu Shenzhao, He Chengquan et Jin Guangxing in He Chengquan, Zhu Shenzhao et Jin Guangxing, 1989; §*Leberidocysta* Stover et Evitt, 1978; §*Parabohaidina* Jiabo, 1978; §?*Paraperidinium* Jin Guangxing, He Chengquan et Zhu Shenzhao in He Chengquan, Zhu Shenzhao et Jin Guangxing, 1989; §*Prominangularia* Jiabo, 1978; §?*Ripea* Batten, 1985

Подсем. *Wetzelielloideae* (Vozzhennikova) Bujak et Davies, 1983

§*Wetzeliella* Eisenack, 1938; §*Apectodinium* (Costa et Downie) Lentin et Williams, 1977; §*Charlesdowniea* Lentin et Vozzhennikova, 1989; §*Dracodinium* Gocht, 1955; §*Kisselovia* Vozzhennikova, 1963; §*Rhombodinium* Gocht, 1955; §*Wilsonidium* Lentin et Williams, 1976

Подсем. *Lithoperidinioideae* (Deflandre) Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

§*Lithoperidinium* Deflandre, 1933; §?*Jusella* Vozzhennikova, 1963

Подсем. *Peridinioideae* Bergh, 1881

Peridinium Ehrenberg, 1830; *Durinskia* Carty et Cox, 1986; *Kansodinium* Carty et Cox, 1986; *Kryptoperidinium* Lindemann, 1924

Подсем. Incertae sedis

§*Maduradinium* Cookson et Eisenack, 1970; §*Morkallacysta* Harris, 1974; §*Muiradinium* Harland et Sarjeant, 1970; *Pentapharsodinium* Indelicato et Loeblich III, 1986; §*Talimudinium* Mao Shaozhi et Norris, 1988; §*Zhongyuandinium* Zhu Shenzhao, He Chengquan et Jin Guangxing in He Chengquan, Zhu Shenzhao et Jin Guangxing, 1989

Сем. *Congruentidiaceae* Schiller, 1935

Подсем. *Congruentidioideae* Schiller, 1935

Congruentidium Abé, 1927; §*Brigantedinium* Reid, 1977; §*Capillicysta* Matsuoka et Bujak in Matsuoka, Bujak et Shimazaki, 1987; §*Cristadinium* Head, Norris et Mudie, 1989; §*Deflagymnium* Olaru, 1978; §*Gerlachidium* Benedek et Sarjeant, 1981; §*Leipoka-*

tium Bradford, 1975; §*Lejeunecysta* Artzner et Dörhöfer, 1978; §*Multispinula* Bradford, 1975; §*Omanodinium* Bradford, 1975; §*Phelodinium* Stover et Evitt, 1978; *Protoperidinium* Bergh, 1881; §*Pseudoalterbia* Mao Shaozhi et Norris, 1988; §*Quinquecuspis* Harland, 1977; §*Selenopemphix* Benedek, 1972; §*Stelladinium* Bradford, 1975; §*Trinovantedinium* Reid, 1977; §*Votadinium* Reid, 1977; §*Xandarodinium* Reid, 1977

Подсем. *Diplopsalioideae* Abé, 1981

Diplopsalis Bergh, 1881; *Boreadinium* Dodge et Hermes, 1981; *Diplopelta* Stein, 1883; *Diplopsalopsis* Meunier, 1910; *Dissodium* Abé, 1941; §*Dubridinium* Reid, 1977; *Gotoius* Abé, 1981; *Lebouraia* Abé, 1941; *Oblea* Balech, 1964 ex Loeblich Jr. et Loeblich III, 1966; *Preperidinium* Mangin, 1913

Сем. *Podolampaceae* Lindemann, 1928

Podolampas Stein, 1883; *Blepharocysta* Ehrenberg, 1873; *Gaarderia* Carbonell-Moore, 1994; *Heterobractum* Carbonell-Moore, 1994; *Lissodinium* Matzenauer, 1933 emend. Carbonell-Moore, 1991; *Mysticella* Carbonell-Moore, 1994

Сем. Incertae sedis

Amphidiniopsis Wołoszyńska, 1928; §*Bellatudinium* Yu Jingxian, Sun Mongrong, Sun Suying et Mao Shaozhi, 1981; §*Octodinium* Wrenn et Hart, 1988; §*Umbodinium* Bint, 1983

Подпорядок Incertae sedis

Сем. Incertae sedis

Chalubinskia Wołoszyńska, 1916; *Staszicella* Wołoszyńska, 1916; *Thaurilens* Pavillard, 1917

Порядок Incertae sedis

Сем. *Comparodiniaceae* Vozzhennikova, 1979

§*Valvaeodinium* Morgenroth, 1970; §*Biorbifera* Habib, 1972

Сем. *Oxytoxaceae* Lindemann, 1928

Oxytoxum Stein, 1883

Сем. *Stephanelytraceae* Stover, Sarjeant et Drugg, 1977

§*Stephanelytron* Sarjeant, 1961; §*Lagenadinium* Piel, 1985

Сем. Incertae sedis

Adenoides Balech, 1956; §*Apiculadinium* Yu Jingxian, Sun Mongrong, Sun Suying et Mao Shaozhi, 1981; §*Aquadulcum* Harland et Sarjeant, 1970; *Archaeosphaerodiniopsis* Rampi, 1943; *Dinosphaera* Kofoid et Michener, 1912; §*Dodekovia* Dörhöfer et Davies, 1980; §*Gorkadinium* Loeblich Jr. et Loeblich III, 1966; §*Hebecysta* Bujak et Fisher, 1976; §*Heibergella* Bujak et Fisher, 1976; *Heteraulacus* Diesing, 1850; §?*Lobionella* Batten et Lister, 1988; §*Lunatadinium* Brideaux et McIntyre, 1975; *Melanodinium* Schiller, 1935; §*Mikropithon* Agelopoulos, 1967; §*Muiriella* Churchill et Sarjeant, 1962; §*Neuffenia* Brenner et Durr, 1986; §*Opaeopsomus* Pocock, 1972; §?*Orobodinium* Gocht et Wille, 1990; §*Palaeoglenodinium* Deflandre, 1935; §*Palaeohystrichodinium* He Chengquan, Zhu Shenzhao et Jin Guangxing, 1989; §*Palaeosphaerium* Gorka, 1965; §*Palaeotetradinium*

Deflandre, 1936; §*Pentafidia* Backhouse, 1988; §*Phallocysta* Dörhöfer et Davies, 1980. §*Pseudodeflandrea* Alberti, 1959; §*Pseudokomewuia* He Chengquan, 1980; §*Pseudostephodinium* Yu Jingxian, Sun Mongrong, Sun Suying et Mao Shaozhi, 1981; *Rosscoffia* Balech, 1956; *Sabulodinium* Saunders et Dodge, 1984; §*Stenopyxinium* Deflandre, 1968; §*Sverdrupiella* Bujak et Fisher, 1976; §?*Tetranguladinium* Yu Jingxian, Sun Mongrong, Sun Suying et Mao Shaozhi, 1983; *Thompsodinium* Bourrelly, 1970; §*Vectensia* Batten et Lister, 1988

Подкласс *Dinophysiphycidae* Möhn, 1984 ex Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

Порядок *Nannoceratopsiales* Piel et Evitt, 1980

Сем. *Nannoceratopsiaceae* Gocht, 1970

§*Nannoceratopsis* Deflandre, 1939

Порядок *Dinophysiales* Kofoid, 1926

Сем. *Dinophysiaceae* Stein, 1883

Dinophysis Ehrenberg, 1839; *Citharistes* Stein, 1883; *Dinofurcula* Kofoid et Skogsberg, 1928; *Heteroschisma* Kofoid et Skogsberg, 1928 ex Schiller, 1931; *Histioneis* Stein, 1883; *Histiophysis* Kofoid et Skogsberg, 1928; *Metadinophysis* Nie et Wang, 1941; *Metaphalacroma* Tai et Skogsberg, 1934; *Ornithocercus* Stein, 1883; §?*Palaeodinophysis* Vozzhennikova et Sheshegova, 1989; *Pseudophalacroma* Jörgensen, 1923 ex Lebour, 1925; *Sinophysis* Nie et Wang, 1944; §?*Ternia* Helby et Stover, 1987; ?*Thaumatodinium* Böhm, 1933

Сем. *Amphisoleniaceae* Lindemann, 1928

Amphisolenia Stein, 1883; *Triposolenia* Kofoid, 1906

Сем. *Oxyphysiaceae* Sournia, 1984

Oxyphysis Kofoid, 1926

Подкласс *Prorocentrophycidae* Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

Порядок *Prorocentrales* Lemmermann, 1910

Сем. *Prorocentraceae* Stein, 1883

Prorocentrum Ehrenberg, 1834; *Haplodinium* Klebs, 1912; *Mesoporos* Lillick, 1937

Подкласс Incertae sedis

Порядок *Desmocapsales* Pascher, 1914

Сем. *Desmocapsaceae* Pascher, 1914

Desmocapsa Pascher, 1914; *Adinimonas* Schiller, 1928; *Desmomastix* Pascher, 1914; *Pleromonas* Pascher, 1914

Порядок *Phytodiniales* Christensen, 1962 ex Loeblich III, 1970

Сем. *Phytodiniaceae* Klebs, 1912

Phytodinium Klebs, 1912; *Cystodinedria* Pascher, 1944; *Cystodinium* Klebs, 1912; *Dinamoeba* Pascher, 1916; *Dinastridium* Pascher, 1927; *Hemidinium* Stein, 1878; *Hypnodinium* Klebs, 1912; *Manchudinium* Skvortzov, 1972; *Rhizodinium* Baumeister in

Bourrelly, 1955; *Spiniferodinium* Horiguchi et Chihara, 1987; *Stylodinium* Klebs, 1912; *Tetradinium* Klebs, 1912

Сем. *Dinocloniaceae* Pascher, 1931

Dinoclonium Pascher, 1927; *Dinothrix* Pascher, 1914; ?*Rufusiella* Loeblich III, 1967

Сем. *Pfiesteriaceae* Steidinger et Burkholder in Steidinger, Burkholder, Glasgow Jr., Hobbs, Garrett, Truby, Noga et Smith, 1996

Pfiesteria Steidinger et Burkholder in Steidinger, Burkholder, Glasgow Jr., Hobbs, Garrett, Truby, Noga et Smith, 1996

Порядок *Thoracosphaerales* Tangen in Tangen, Brand, Blackwelder et Guillard, 1982

Сем. *Thoracosphaeraceae* Schiller, 1930 emend. Tangen in Tangen, Brand, Blackwelder et Guillard, 1982

Thoracosphaera Kamptner, 1927; §?*Schizosphaerella* Deflandre et Dangeard, 1938

Порядок Incertae sedis

Сем. Incertae sedis

§*Cobricosphaeridium* Harland et Sarjeant, 1970; §*Diacrocanthidium* Deflandre et Foucher, 1967; §*Prolixosphaeridium* Davey, Downie, Sarjeant et Williams, 1966; *Protodinium* Lohmann, 1908; *Pseliodinium* Sournia, 1972; §*Suibindia* Yu Jingxian, 1982; §*Xylochoarion* Erkmen et Sarjeant, 1978; *Zoorhabdella* Rhumbler, 1909; *Zooxanthella* Brandt, 1881

Класс *Blastodiniphyceae* Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

Порядок *Blastodiniales* Chatton, 1906

Сем. *Blastodiniaceae* Cavers, 1913

Blastodinium Chatton, 1906

Сем. *Protoodiniaceae* J. Cachon, 1964

Protoodinium Hovasse, 1935

Сем. *Oodiniaceae* Chatton, 1920

Oodinium Chatton, 1912; *Amyloodinium* Brown et Hovasse, 1946; ?*Bargoniella* Loeblich Jr. et Tappan, 1961; *Crepidoodinium* Lom et Lawlor in Lom, 1981; *Piscinoodinium* Lom, 1981

Сем. *Apodiniaceae* Chatton, 1920

Apodinium Chatton, 1907

Сем. *Cachonellaceae* Silva, 1980

Cachonella Rose et J. Cachon, 1952; ?*Dissodinium* Klebs et Pascher, 1916

Сем. *Haplozoaceae* Chatton, 1920

Haplozoon Dogiel, 1906

Сем. Incertae sedis

Actinodinium Chatton et Hovass, 1937; *Chytriodinium* Chatton, 1912; *Myxodinium* J. Cachon, M. Cachon et Bouquaheux, 1970; *Oodinioides* Reichenbach-Klinke, 1970; *Schizodinium* Chatton, 1912

Класс *Noctiluciphyceae* Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

Порядок *Noctilucales* Haeckel, 1894

Сем. *Noctilucaceae* Saville-Kent, 1881

Noctiluca Suriray in Lamarck, 1816

Сем. *Kofoidiniaceae* Taylor, 1976

Kofoidinium Pavillard, 1928; *Pomatodinium* J. Cachon et Cachon-Enjumet, 1966; *Spatulodinium* J. Cachon et M. Cachon, 1967

Сем. *Leptodiscaceae* Taylor, 1976

Leptodiscus Hertwig, 1877; *Abedinium* Loeblich Jr. et Loeblich III, 1966; *Cachonodinium* Loeblich III, 1980; *Craspedotella* Kofoid, 1905; *Cymbodinium* J. Cachon et M. Cachon, 1967; *Petalodinium* J. Cachon et M. Cachon, 1969; *Scaphodinium* Margalef, 1963

Класс Incertae sedis

Сем. Incertae sedis

Agrosphaera Lo Bianco, 1903; *Geodinium* Chodat, 1921; *Gleba* Bruguière, 1791; *Glenoaulax* Diesing, 1866; *Halophilodinium* Loeblich Jr. et Loeblich III, 1966; *Parapodinium* Chatton, 1920; *Proaulax* Diesing, 1866; *Pterocystis* Lohmann, 1904; *Radiozoum* Mingazzini, 1904

Подотдел *Syndinea* (Corliss) Fensome, Taylor, Norris, Sarjeant, Wharton et Williams, 1993

Порядок *Syndiniales* Loeblich III, 1976

Сем. *Syndiniaceae* Chatton, 1920

Syndinium Chatton, 1910; *Hematodinium* Chatton et Poisson, 1930; *Ichthyodinium* Hollande et J. Cachon, 1952; *Merodinium* Chatton, 1923; *Solenodinium* (Chatton) Chatton, 1938; *Trypanodinium* Chatton, 1912

Сем. *Amoebophryaceae* J. Cachon, 1964 ex Loeblich III, 1970

Amoebophrya Koeppen, 1894

Сем. *Sphaeriparaceae* Loeblich III, 1970

Sphaeripara Poche, 1911; *Atlanticellodinium* J. Cachon et Cachon-Enjumet, 1965

Сем. *Duboscquellaceae* Chatton, 1920 ex Loeblich III, 1970

Duboscquella Chatton, 1920; *Dogelodinium* Loeblich Jr. et Loeblich III, 1966; *Duboscquodinium* Grassé in Chatton, 1952; *Keppenodinium* Loeblich Jr. et Loeblich III, 1966

Сем. Incertae sedis

Atelodinium Chatton, 1920

Подотдел Incertae sedis

Порядок Incertae sedis

Сем. *Arpyloraceae* Sarjeant, 1978

§*Arpylorus* Calandra, 1964

Автор благодарен К. Л. Виноградовой (Лаборатория альгологии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН), С. А. Карпову (кафедра зоологии беспозвоночных биолого-почвенного факультета Санкт-Петербургского государственного университета) и Т. В. Егоровой (Лаборатория Гербарий БИН) за плодотворные дискуссии и ценные замечания. О. М. Русакова любезно составила латинские диагнозы подсемейств.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый Пятнадцатым Международным ботаническим конгрессом, Иокогама, август—сентябрь 1993 / Пер. с англ. СПб., 1996. 191 с.

Околодков Ю. Б. Обзор систем и филогения динофлагеллат (*Dinoflagellata*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 4. С. 1—16.

Carbonell-Moore M. C. On the taxonomy of the family *Podolampadaceae* Lindemann (*Dinophyceae*) with descriptions of three new genera // Rev. Palaeobot. Palynol. 1994. Vol. 84. P. 73—99.

Dodge J. D. Thecal structure, taxonomy, and distribution of the planktonic dinoflagellate *Micracanthodinium setiferum* (*Gonyaulacales, Dinophyceae*) // Phycologia. 1995. Vol. 34. N 4. P. 307—312.

Elbrächter M. Kolkwitziella Lindemann 1919 and *Preperidinium* Mangin 1913: correct genera names in the *Diplopsalis*-group (*Dinophyceae*) // Nova Hedw. 1993. Vol. 56. P. 173—178.

Faust M. A., Balech E. A further SEM study of marine benthic dinoflagellates from a mangrove island, Twin Cays, Belize, including *Plagiodinium belizeanum* gen. et sp. nov. // J. Phycol. 1993. Vol. 29. P. 826—832.

Faust M. A., Steidinger K. A. Bysmatrum gen. nov. (*Dinophyceae*) and three new combinations for benthic scrippsielloid species // Phycologia. 1998. Vol. 37. N 1. P. 47—52.

Fensome R. A. et al. A classification of living and fossil dinoflagellates. Hanover, Pennsylvania, 1993. 351 p.

Horiguchi T. Amphidiniella sedentaria gen. et sp. nov. (*Dinophyceae*), a new sand-dwelling dinoflagellate from Japan // Phycol. Res. 1995. Vol. 43. P. 93—99.

Montresor M., Procaccini G., Stoecker D. K. Polarella glacialis gen. nov., sp. nov. (*Dinophyceae*). *Suessiaceae* are still alive! // J. Phycol. 1999. Vol. 35. P. 186—197.

Okolodkov Y. B., Dodge J. D. Redescription of the planktonic dinoflagellate *Peridiniella danica* (Paulsen) comb. nov. and its distribution in the N. E. Atlantic // Europ. J. Physiol. 1995. Vol. 30. P. 299—306.

Sournia A. Catalogue des espèces et taxons infraspecifiques de Dinoflagellés marins actuels publiés depuis la révision de J. Schiller. I. Dinoflagellés libres // Beih. Nova Hedw. 1973. Hf. 48. P. 1—92.

Williams G. L., Lentin J. K., Fensome R. A. The Lentin and Williams index of fossil dinoflagellates 1998 edition // Amer. Assoc. Stratigraphic Palynologists. Ser. 34. 1998. 817 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 8 VI 1999

© М. С. Князев

ЗАМЕТКИ ПО СИСТЕМАТИКЕ И ХОРОЛОГИИ ВИДОВ РОДА *OXYTROPIS* (*FABACEAE*) НА УРАЛЕ. II. ВИДЫ РОДСТВА *OXYTROPIS AMBIGUA*

M. S. KNJASEV. SYSTEMATIC AND CHOROLOGICAL NOTES ON THE SPECIES OF THE GENUS *OXYTROPIS* (*FABACEAE*) IN THE URALS. II. SPECIES RELATED TO *OXYTROPIS AMBIGUA*

Продолжен обзор рода *Oxytropis* (секция *Orobia*) на Урале, Предуралье и в сопредельных районах Заволжья. Описаны 2 новых для науки вида, родственные *O. ambigua*.
Ключевые слова: *Oxytropis*, систематика, Урал.

В сообщении I (Князев, 1999) было рассмотрено 4 красноцветковых остролодочника секции *Orobia* Bunge. из родства *Oxytropis uralensis* (L.) DC. — *O. kungurensis* Knjasev, *O. demidovii* Knjasev, *O. ivdelensis* Knjasev, *O. campanulata* Vass. Из них первые 3 — эндемики Урала, распространенные на Северном, Среднем и Южном (северная часть) Урале, а *O. campanulata* — южносибирский вид, на Урале известен лишь по 2 находкам. Перечисленные виды характеризуются относительно ранним цветением (V—VI), густым опушением из длинных, горизонтально оттопыренных волосков на цветоносах и черешках, двугнездными бобами с хорошо развитыми брюшной и спинной перегородками. На Южном Урале и сопредельных районах Восточно-Европейской низменности произрастают остролодочники схожего облика, но отличающиеся поздним цветением (VI—VIII), прижатым либо более или менее косо вверх направленным опушением черешков и стеблей, полудвугнездными бобами с весьма слабо развитой или отсутствующей спинной перегородкой. Подобные растения обычно отождествлялись с *Oxytropis ambigua* (Pall.) DC. (Федченко и др., 1931; Васильченко, Федченко, 1948; Васильченко, 1987; Князев, 1989). Однако сопоставление образцов из этих районов с протологом *O. ambigua* (Pallas, 1800 : 54, tab. XLIII) показывает их очевидное различие по ряду признаков: форме бобов, характеру опушения, размеру прицветников, форме флага. Сравнение с сибирскими, кавказскими, европейскими родственными видами (LE, MW, MHA) показало своеобразие уральских представителей секции *Orobia* родства *O. ambigua* s. l. Они описаны нами как 2 самостоятельных вида (один из них представлен 2 подвидами, другой — 2 разновидностями).

Sect. 1. *Orobia* Bunge (продолжение)

Ser. 3. Baschkirenses Knjasev ser. nov. — (*Ambiguae* Vass. 1848, Фл. СССР. 13 : 85, descr. ross., p. p. quoad pl. uralenses).

Scapi, petioli pilis appressis et subpatulis vestiti. Stipulae nervis tenuibus percursae. Racemi capitati, fructiferi plus minusve laxiusculi, 10—25-flori, floribus rubro-violaceis. Dentibus calycis tubo 3—6-plo brevioribus. Legumina oblongo-lanceolata, semibiloculata, dissepimento ventrale lato et dissepimento dorsale subnullo vel nullo.

Typus: *Oxytropis baschkirensis* Knjasev.

Species affinis inclusa: *O. ponomarevii* Knjasev.

Цветоносы и черешки опушены прижатыми и полуоттопыренными волосками. Прилистники с тонкими жилками. Соцветия головчатые, затем более или менее рыхлеющие, 10—25-цветковые, цветки красно-фиолетовые. Зубцы в 3—6 раз короче трубки чашечки. Бобы продолговато-ланцетные, полудвугнездные без спинной перегородки (или с узкой спинной перегородкой) и с широкой брюшной перегородкой.

Тип: *Oxytropis baschkirensis* Knjasev.

Включаемые виды: *O. ponomarevii* Knjasev.

5. **Oxytropis baschkirensis** Knjasev **sp. nov.** — *O. ambigua* (Pall.) DC. 1802, Astrag. : 76, p. p., quoad pl. *wolgense*. — *O. ambigua* auct. non (Pall.) DC.: Васильч. и Федч. 1948, Фл. СССР, 13 : 85, p. p., quoad pl. *wolgense*: Васильч. 1987, Фл. европ. части СССР, 6 : 79; Князев, 1989, в Опред. высших раст. Башкирской АССР : 106. — *O. caudata* auct. non (Pall.) DC.: Б. Федч. и др. 1931, Фл. юго-востока европ. части СССР, 2, 5 : 608, p. min. p. — *O. songorica* auct. non (Pall.) DC.: Б. Федч. и др. 1931, цит. соч. : 608, p. min. p. — *Astragalus ambigua* Pall. 1800, Astrag. : 54, p. p., quoad inventiones in Arsamas et fl. Tscheremschan. — Остролодочник башкирский.

Planta perennis 10—30 cm alt. Folia 7—20 cm lg.; foliola 10—16 juga, 11—17 mm lg., 3.5—8.0 mm lt., supra pilis longis subpatulis non raro trilicibus, subtus pilis brevi appressis sat densis tecta. Petioli axibus 2—3-plo breviores, pilis brevibus appressis sat densis, longis subpatulis admixtis modo axes vestiti. Stipulae 10—15 mm lg., ovales, late lanceolatae, inter se et petiolum ad demidium vel tertiam pactam connatae, nervis 1—3, tenuibus paulci ramosis percursae, haud dense appresse albopilosae. Scapi 1—3 (in rosula qualibet) erecti, foliis plus minusve aequales, post anthesin 1.5—2.0-plo longiores, pilis brevibus appressis albis interdum pilis (imprimis basi) longis patulis admixtis vestiti. Inflorescentia 15—20-flora, 4—5 cm lg. (post anthesin 5—10 cm lg.), floribus apicem versus appressi. Bracteae 3—6 mm lg., calyce 1.5—3.0-plo breviores. Calyx campanulato-tubulatus, 5—8 mm lg., pilis albis et nigris admixtis, appressis vel subpatulis vestitus; dentibus 1—2 mm lg., tubo 3—4-plo brevioribus. Corolla rubro-violacea, siccitate caerulea. Vexillum 17—19 mm lg., lamina 12 mm lg., 6—7 mm lt., elliptica vel ovata, apice integra vel leviter emarginata. Alae 12—13 mm lg., 3—4 mm lt., lamina 7—8 mm lg., oblongo-triangulari, margine subretusa. Carina 12 mm lg., 3 mm lt., mucrone 1 mm lg. Legumina oblongo-lanceolata, 16—18 mm lg., 5—7 mm lt., rostro abrupte reflexo, brevissime plus minusve appresse pilosa, semibiloculata, dissepimento ventrali 1.0—2.5 mm lt., tractis placentaris 8—14 ab utroque latere (ovarium 16—28-ovulatum). Semina reniformia, olivacea vel brunnea, 1.7—2.0 mm lg. Fl. VI—VIII. (Fig. 1, *1*).

2n = 32 (Филиппов и др., 1998)

Typus: «Baschkortostan, distr. Sterlitamak, mons Tra-Tau, 30 VIII 1997, M. Knjasev» (LE).

Affinitas. A *O. ambigua* (Pall.) DC. et *O. kusnetzovii* Kryl. et Steinb. vexillo apice plus minusve rotundato vel vix emarginato (nec plus minusve profunde emarginato), stipulis nervis incospicuis, bracteis calyce 1.5—3.0-plo brevioribus (non calyce aequalibus), floribus rubro-violaceis (nec purpureis vel purpureo-violaceis), leguminibus oblongo-lanceolatis (nec lanceolatis vel oblongo-ovatis), pubescentia imprimis appressa (nec patenti) distinguitur. A *O. songorica* (Pall.) DC. leguminibus oblongo-lanceolatis longioribus (nec ovatis), inflorescentis capitatis (nec laxe spicatis) differt.

Area geographica. In Tataria et Baschkiria. (Fig. 2, *1*).

Многолетнее растение 10—30 см выс. Листья 7—20 см дл.; листочки в числе 10—16 пар, 11—17 мм дл., 3.5—8.0 мм шир., сверху опушены длинными, полуоттопыренными, нередко в косички спутанными, снизу довольно густо прижатыми короткими волосками. Черешки в 2—3 раза короче осей листовой пластинки, довольно густо опушены, как и оси, короткими, прижатыми белыми волосками, иногда с примесью длинных полуоттопыренных волосков. Прилистники 10—15 мм дл., яйцевидные или широколанцетные, между собой и с черешком до 1/2—1/3 сросшиеся, с 1—3 тонкими, маловетвящимися жилками, негусто прижато беловолосистые. Стрелки в числе 1—3 от каждой розетки, прямые, более или менее равны листьям, при плодах в 1.5—2.0 раза их превышают, густо опушены короткими прижатыми белыми шелковистыми волосками, иногда (особенно при основании) с примесью длинных полуоттопыренных волосков. Соцветие 15—20-цветковое, 4—5 см дл., с прижатыми друг к другу и к оси цветками, после цветения вытягивается до 5—10 см дл. Прицветники 3—6 мм дл., в 1.5—3.0 раза короче чашечки. Чашечка трубчато-колокольчатая, 5—8 мм дл., опушена прижатыми и полуоттопыренными белыми с примесью черных волосками, ее зубцы 1—2 мм дл., в 3—4 раза короче трубки. Венчик красно-фиолетовый, в гербарии синий. Флаг 17—19 мм дл., с

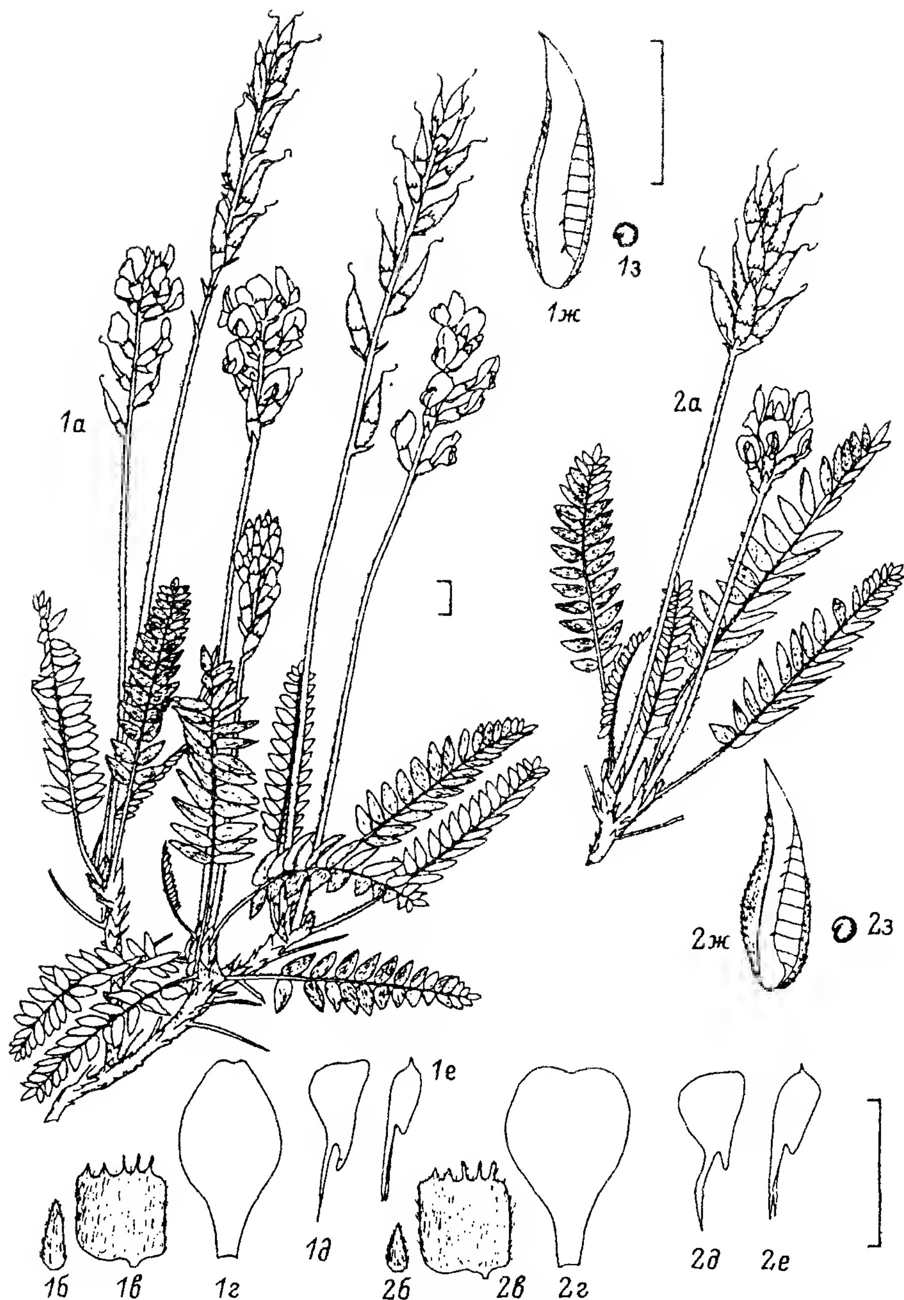


Рис. 1. *Oxytropis baschkirensis.*

1 — subsp. *baschkirensis*, *2* — subsp. *skvortsovii*. *1а*, *2а* — общий вид; *1б*, *2б* — прицветник; *1в*, *2в* — чашечка; *1г*, *2г* — флаг; *1д*, *2д* — крыло; *1е*, *2е* — лодочка; *1ж*, *2ж* — боб; *1з*, *2з* — семя. Масштабная линейка — 1 см.

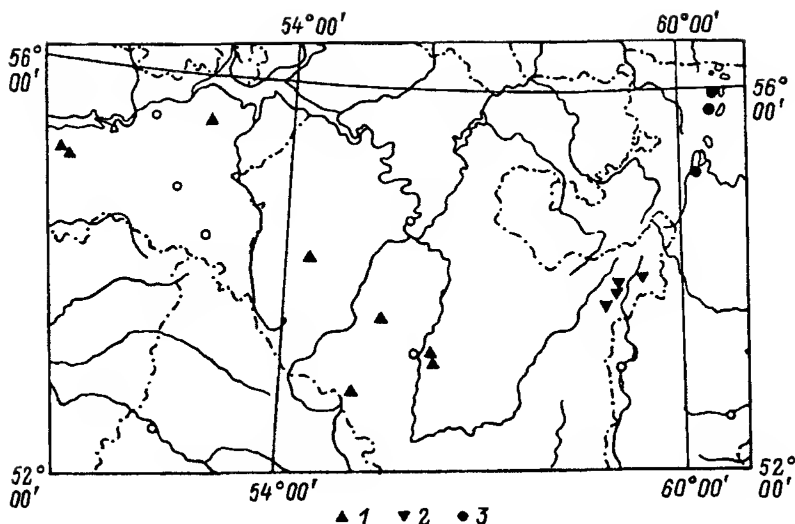


Рис. 2. Распространение *Oxytropis baschkirensis* subsp. *baschkirensis* (*1*), *O. baschkirensis* subsp. *skvortsovii* (*2*), *O. ponomarjevii* (*3*).

эллиптической или яйцевидной, цельной или едва выемчатой пластинкой 12 мм дл., 6—7 мм шир. Крылья 12—13 мм дл., 3—4 мм шир., с продолговато-треугольной, слегка выемчатой на верхушке пластинкой 7—8 мм дл. Лодочка 12 мм дл., 3 мм шир., с носиком 1 мм дл. Бобы продолговато-ланцетные, 16—18 мм дл., 5—7 мм шир., с резко отогнутым носиком, коротко более или менее прижато опушенные, полудвугнездные, с брюшной перегородкой 1.0—2.5 мм шир. с 8—14 плацентарными тяжами с каждой стороны (завязь с 16—28 семяпочками), без спинной перегородки. Семена почковидные, оливковые, коричневые, 1.7—2.0 мм дл. Цв. VI—VII(VIII). (Рис. 1, *1*).

2n = 32 (г. Стерлитамак, шихан Тра-Тау, 13 VII 1980, М. Князев, А. Беляев) (Филиппов и др., 1998).

Тип: «Башкортостан, Стерлитамакский р-н, гора Тра-Тау, 30 VIII 1997, М. Князев» (LE).

Родство. *O. baschkirensis* хорошо отличается от *O. ambigua* (как от протолога (Pallas, 1800 : 54, tab. XLIII), так и от алтайских образцов вида) и от *O. kusnetzovii* едва выемчатым или цельным (а не глубоко выемчатым) флагом, большей частью прижатым (а не оттопыренным) опушением черешков и цветоносов, прицветниками, в 1.5—3.0 раза короче чашечки (а не примерно равными ей), красно-фиолетовыми, (а не пурпурно-фиолетовыми, пурпурными) цветками, продолговато-ланцетными (а не яйцевидными, ланцетными) бобами. От *O. songorica* новый вид отличается более длинными, продолговато-ланцетными (а не яйцевидными) бобами, головчатыми (а не рыхлыми колосовидными) соцветиями.

Распространение. Эндемик Южного Предуралья и Заволжья (Татарстан, Башкортостан). (Рис. 2, *1*).

5а. *O. baschkirensis* subsp. *baschkirensis*.

Паратипы (paratypi). **Татарстан:** gub. Ufa, distr. Menselinsk, между Нартестами и Ляками, 27 V 1886, С. Коржинский (LE); gub. Samara, distr. Bugulma, д. Н. Черишлы, 24 V 1886, он же (LE); там же, между деревнями Кирлыгачем и Федотовой, 24 V 1886, он же (LE); **Башкортостан:** г. Тура-Тау, Стерлитамакский у., 26 VI 1892, О. и Б. Федченко (LE); Буздякский р-н, окрестности с. Канлы-Туркеево, склон по р. Черемсану, 29 VII 1949, М. Котов (MW); 45 км на СЗ от г. Стерлитамака, 11 VIII 1960, И. Губанов, Ю. Дундин (MW); Стерлитамакский р-н, г. Шака-Тау, 11 VI 1942, Барабич; Федоровский р-н, с. Сухой Узяк, А. Мулдашев, А. Галеева (оба последних образца из Гербария Биологического института, г. Уфа).

Интересно, что Pallas (1800 : 54), указывая распространение *Astragalus* (*Oxytropis*) *ambigua* преимущественно для Сибири, приводит также 2 местонахождения из Европейской России: «in sylvis circa Arsamas et fluv. Tscheremschan», из которых последнее (по р. Черемшан) находится в непосредственной близости

от процитированных выше находок *O. baschkirensis* subsp. *baschkirensis* С. Коржинского из Татарии. Мы не имели возможности изучить гербарные сборы Pallas, но все же считаем весьма вероятным, что его находки из Европейской России также относятся к нашему виду. Классическое описание *Oxytropis ambigua* (Pallas, 1800, p. 54, tab. XLIII), видимо, было выполнено по алтайским образцам: южносибирские растения этого вида (LE, MW, MHA) хорошо соответствуют протологу.

5б. Oxytropis baschkirensis Knjasev subsp. skvortsovii Knjasev subsp. nov. — Остролодочник Скворцова.

Ab *O. baschkirensi* Knjasev subsp. *baschkirensi* floribus expansi rubro-violaceis, ante marcescentiam pallide caerulescenti (nec semper rubro-violaceis), vexillo plus minusve emarginato (nec vix emarginato), lamina late elliptica (nec elliptica vel ovata), seminibus 2.0—2.2 mm lg. (nec 1.7—2.0 mm lg.), differt. (Fig. 1, 2).

2n = 32 (Филиппов и др., 1998).

Typus: «Baschkortostan, distr. Utschaly, jugum Ustubiik, 3 km ad meridiem ab p. Urasovo, 24 VIII 1997, M. Knjasev» (holo — LE, iso — SVER).

Area geographica. Montes Uralenses orientali-australis. (Fig. 2, 2).

От *O. baschkirensis* subsp. *baschkirensis* отличается красно-фиолетовыми, перед увяданием голубыми (а не постоянно красно-фиолетовыми) цветками, флагом на верхушке более или менее выемчатым (а не цельным), широко эллиптической (а не эллиптической, яйцевидной) пластинкой флага, семенами, 2.0—2.2 (а не 1.7—2.0) мм дл. (Рис. 1, 2).

2n = 32 (Башкортостан, Учалинский р-н, хребет Устубиик, 24 VIII 1997, М. Князев) (Филиппов и др., 1998).

Тип: «Башкортостан, Учалинский р-н, хребет Устубиик, 3 км к югу от с. Уразово, 24 VIII 1997, М. Князев» (holo — LE, iso — SVER).

Распространение. Эндемик восточного макросклона Южного Урала, встречается по хребтикам вдоль берегов р. Урал. (Рис. 2, 2).

Подвид назван в честь известного систематика-флориста Алексея Константиновича Скворцова.

Паратипы (paratypi). **Башкортостан,** Учалинский р-н: на северной окраине г. Учалы, высота около 500 м над у. м., 12 VII 1988, А. Скворцов (MHA); южная вершина хребта Устубиик у триангуляционного знака 773 м, 24 VIII 1997, М. Князев (LE, SVER); г. Куркас, 4 км западнее с. Новобайрамгулово, 25 VIII 1997, он же (LE, SVER); высота 725 м около 10 км к востоку от с. Уразово, 3 VII 1999, он же (SVER).

6. O. ponomarjevii Knjasev sp. nov. — *O. uralensis* auct. non (L.) DC.: Горчаковский, 1969, Основные проблемы исторической фитогеографии Урала : 237, fig. 149, p. min. p., quoad invetiones in jugis Wischnjevyje et Ilmenskije Gory. — Остролодочник Пономарева.

Planta perennis 15—35 cm alt. Folia 10—20 cm lg.; foliola 11—18-juga, 10—30 mm lg., 3—6 mm lt., supra pilis patulis, subtus appressis tecta. Petioli axibus 1.5—4.0-plo breviores; sicut axes pilis brevibus appressis, pilis longis densioribus subpatentibus vestiti. Stipulae 10—20 mm lg., oblongo-ovatae vel lanceolatae, inter se et petiolum pro quadrante connatae, nervo 1(2) inconspicui percursae, dense appresse albopilosae. Scapi 1—2 (rosula qualibet) erecti vel oblique ascendentes, foliis sesquilongiores, pilis brevibus appressis modice densis et longis sat densis subpatentibus vestiti. Inflorescentia 10—25-flora, oblongo-capitata, saepe floribus 1—2 infimis a capitulo remotis, post anthesin laxe spicata, 4—15 cm lg., floribus sub angulo 45—60° reclinatis. Bracteae 3—10 mm lg. Calyx campanulato-tubulatus, 6—9 mm lg., pilis subappressis nigris et albis tectae, dentibus 1—2 mm lg. tubo 4—6-plo brevioribus. Corolla rubro-violacea, siccitate caerulea. Vexillum 14—18 mm lg., lamina 10—12 mm lg., 7—8 mm lt., elliptica vel late elliptica, apice plus minusve rotundata vel vix emarginata. Alae 12—14 mm lg., 3—4 mm lt., lamina 6—8 mm lg., oblongo-obovata. Carina 11—12 mm lg., 2—3 mm lt., mucrone 0.5—0.8 mm lg. Legumina oblongo-lanceolata, 14—22 mm lg., 4—6 mm lt., rostro plus minusve reflexo, pilis albis et nigris plus minusve appressis obtecta, semibiloculata, dissepimento ventrali 1.5—3.0 mm lt., tractis placentariis 12—17 ab utroque latere (ovarium 24—34-ovulatum), dorsalis 0.1—0.8 mm lt. Semina 1.8—2.5 mm lg., reniformia, brunnea vel atro-brunnea. Fl. VI—VIII. (Fig. 3).

2n = 32 (Филиппов и др., 1998).

Typus: «Tscheljabinsk reg., Kyschtym distr., Wischnjevye Gory, mons Jeremiha 7 km ad meridiem ab urbe Wischnjevogorsk, 19 IX 1979, N. Salmina» (LE).

Affinitas. Ab *O. kungurensi* Knjasev, *O. demidovii* Knjasev et *O. ivdelensi* Knjasev (*Oxytropis uralensi* s. l.) leguminibus semibilocularibus (nec bilocularibus), dissepimento ventrali 1.5—3.0 mm lt. et dorsali 0.1—0.8 mm lt. (nec dissepimento ventrali et dorsali subaequalis), pubescentia patula (nec plus minusve horisontaliter patenti) bene differt. Ab

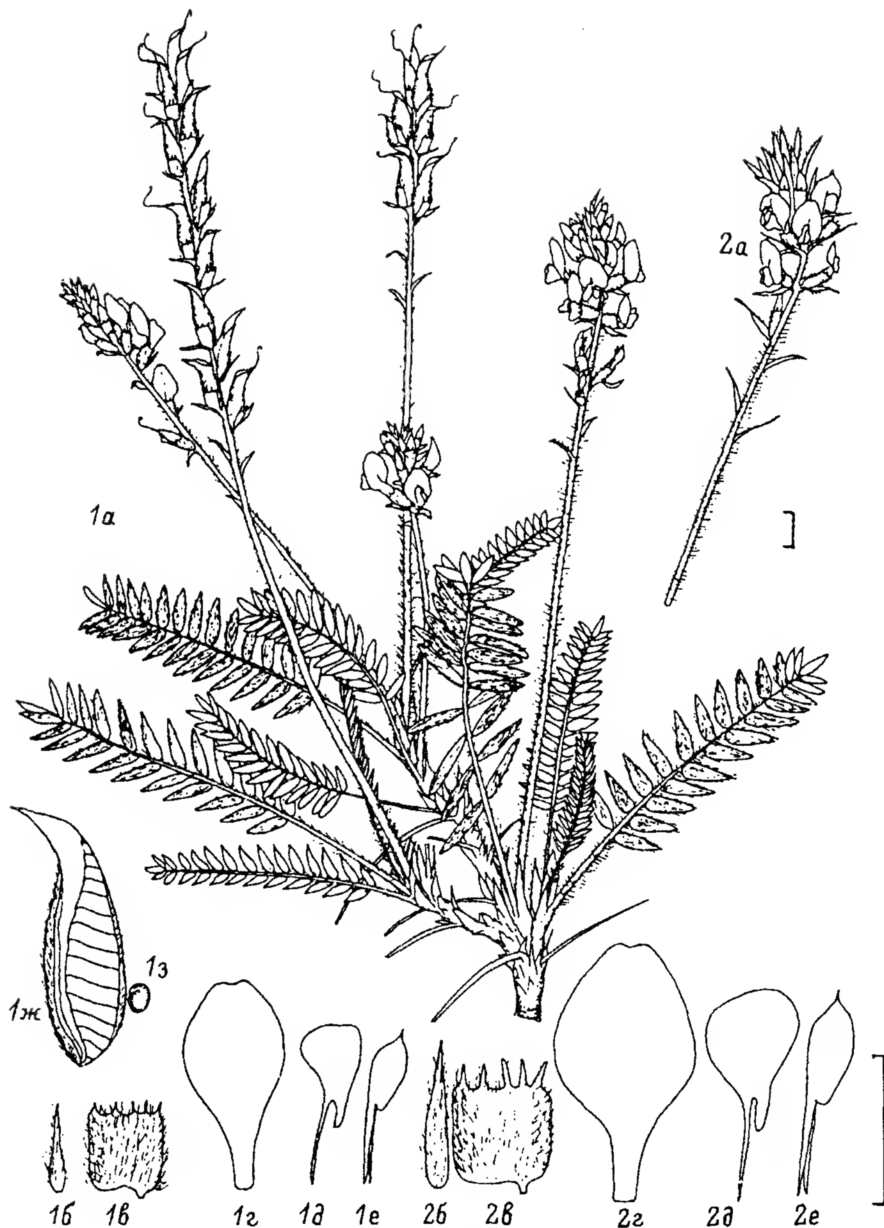


Рис. 3. *Oxytropis ponomarjevii.*

1 — var. *ponomarjevii*, *2* — var. *grandiflora*. *1а*, *2а* — общий вид; *1б*, *2б* — прицветник; *1в*, *2в* — чашечка; *1г*, *2г* — флаг; *1д*, *2д* — крыло; *1е*, *2е* — лодочка; *1ж* — боб; *1з* — семя. Масштабная линейка — 1 см.

O. ambigua et *O. kusnetzovii* corolla rubro-violacea (nec purpurea vel purpureo-violacea), vexillo apice vix emarginato vel rotundato (nec plus minusve profunde emarginato), pubescentia plus minusve patula (nec patenti), leguminibus oblongo-lanceolatis (nec lanceolatis vel ovatis), stipulis nervis incospicuis differt. Ab *O. baschkirensi* maxime proxima leguminis dissepimento dorsali evoluto (nec nullo), pubescentia imprimis patula (nec appressa), floribus infimis a capitulo remotis, bracteis plerumque longioribus discrepat.

Area geographica. Montes Uralenses orientali-australes: juga Wischnjevyje, Potaminy, Ilmenskije Gory. (Fig. 3).

Растение многолетнее, 15—35 см выс. Листья 10—20 см дл.; листочки 11—18-парные, 10—30 мм дл., 3—6 мм шир., сверху полуоттопыренно, снизу прижато опушенные. Черешки в 1.5—4 раза короче осей пластинки; как и оси, опушены короткими прижатыми волосками и более густыми длинными полуоттопыренными волосками. Прилистники 10—20 мм дл., продолговато-яйцевидные или ланцетные, между собой и с черешком до четверти сросшиеся, с 1 (2) на верхушке ветвящейся, малозаметной жилкой, густо прижато беловолосистые. Стрелки 1—2 на розетку, прямые или косо восходящие, в 1.5 раза превышают листья, опушены короткими прижатыми и довольно густо длинными более или менее оттопыренными волосками. Соцветие 10—25-цветковое, продолговато-головчатое, часто с 1—2 книзу отставленными цветками, после цветения прерывисто-колосистое, 4—15 см дл.; цветки отклонены под углом 45—60°. Прицветники 3—10 мм дл. Чашечка трубчато-колокольчатая, 6—9 мм дл., с зубцами 1—2 мм дл., в 4—6 раз короче трубки, опушена белыми и черными, прижатыми или несколько оттопыренными короткими волосками. Венчик красно-фиолетовый, в гербарии синий. Флаг 14—18 мм дл., с эллиптической или широкоэллиптической пластинкой 10—12 мм дл., 7—8 мм шир., на верхушке закругленной или немного выемчатой. Крылья 12—14 мм дл., 3—4 мм шир., с продолговато-обратнояйцевидной пластинкой 6—8 мм дл. Лодочка 11—12 мм дл., 2—3 мм шир., с носиком 0.5—0.8 мм дл. Бобы продолговато-ланцетные, 14—22 мм дл., 4—6 мм шир., с более или менее отогнутым носиком, опушены белыми и черными, более или менее прижатыми волосками, полудвугнездные, с брюшной перегородкой 1.5—3.0 мм шир., с 12—17 плацентарными тяжами с каждой стороны (семяпочки с 24—34 семязачатками) и спинной перегородкой 0.1—0.8 мм шир. Семена 1.8—2.5 мм дл., почковидные, коричневые до темно-коричневых. Цв. VI—VIII. (Рис. 3).

2n = 32 (Потанины Горы между городами Касли и Кыштым, 7 VIII 1993, М. Князев) (Филиппов и др., 1998).

Тип: «Челябинская обл., Кыштымский р-н, Вишневые Горы, г. Еремиха 7 км южнее г. Вишневогорск, 19 IX 1979, Н. Салмина» (LE).

Родство. От уральских представителей *Oxytropis uralensis* s. l. (*O. kungurensis* Knjasev, *O. demidovii* Knjasev et *O. ivdelensis* Knjasev) отличается полудвугнездными бобами с широкой брюшной и едва развитой спинной перегородками (а не двугнездными с хорошо развитой спинной перегородкой), опушением стеблей и черешков несколько отклоненным кверху (а не горизонтально оттопыренным), поздним цветением (VI—VIII, а не V—VI). От *O. ambigua* и *O. kusnetzovii* отличается красно-фиолетовыми (а не пурпурными или пурпурно-фиолетовыми) цветками, цельным или едва выемчатым (а не выемчатым) флагом, полуоттопыренным (а не оттопыренным) опушением стеблей и черешков, продолговато-ланцетными (а не ланцетными, яйцевидными) бобами, тонкими жилками на прилистниках. Более близок к *O. baschkirensis*, от которого отличается развитой (а не отсутствующей) спинной перегородкой бобов, преобладанием длинных полуоттопыренных волосков на черешках и стеблях, обычно более длинными прицветниками, продолговато-головчатыми, часто с 1—2 отставленными книзу цветками (а не головчатыми, вполне компактными) соцветиями.

Распространение. Эндемик северной части Южного Урала: хребты Вишневые Горы, Потанины Горы, Ильменские Горы. (Рис. 3).

Вид назван в честь профессора Пермского государственного университета, флориста и антэколога Анатолия Николаевича Пономарева.

Паратипы (paratypi). **Челябинская обл.:** Вишневые Горы (60° 40′ в. д., 55° 58′ с. ш.), 12 VII 1940, К. Игошина (LE); Вишневые Горы, Каслинский завод, 8 VIII 1947, А. Пономарев (PERM); северная оконечность Ильменских гор между д. Андреевка и д. Мухамедово, 15 IX 1978, М. Князев (SVER); Потанины Горы между городами Касли и Кыштым, в 4 км северо-восточнее ж.-д. станции Тюбук, 7 VIII 1993, он же (SVER).

Красноцветковый остролодочник с Вишневых и Ильменских Гор предшествующими исследователями рассматривался как *Oxytropis uralensis* s. l. (Юрцев, 1959; Горчаковский, 1969). Впервые обратил внимание на своеобразие остролодочника с Вишневых Гор А. Н. Пономарев, хорошо знакомый также с *Oxytropis uralensis* s. l. (*O. kungurensis* Knjasev) из окрестностей Кунгура (последний он, видимо, принимал за типичный *O. uralensis* s. str.). В гербарии Пермского университета (PERM) хранятся образцы, собранные А. Н. Пономаревым с Вишневых Гор, с авторскими пометками и рисунками, определенные как «*O. uralensis* × *O. spicata*?» По нашему мнению, *O. ponomarjevii* более близок к видам родства *O. ambigua*, особенно к *O. baschkirensis*.

6а. *Oxytropis ponomarjevii* Knjasev var. *ponomarjevii*.

6б. Oxytropis ponomarjevii Knjasev var. grandiflora Knjasev var. nov.

A *O. ponomarjevii* Knjasev var. *ponomarjevii* bracteis 10—18 mm lg. calyce multo longioribus (nec brevioribus vel subaequlongis), vexillo majore, racemis laxe spicatis (nec oblongo-capitatis) differt.

Typus: «Hortus botanicus AS URSS sectionis uralensis (Sverdlovsk), e seminibus e Wischnjevye Gory proveniuntibus, 1 VII 1981, M. Knjasev» (LE).

От типичного *O. ponomarjevii* Knjasev var. *ponomarjevii* отличается прицветниками, значительно превышающими чашечку, более крупным флагом, более рыхлым и сильнее вытянутым соцветием.

Тип: «Ботанический сад УНЦ АН СССР (Свердловск), образец интродуцирован с Вишневых Гор, 1 VII 1981, М. Князев» (LE).

Необычно длинные прицветники, характерные для этой расы, — наследственно обусловленный признак, свойственный культурным растениям, происходящим из неизвестной популяции с Вишневых Гор (Ботанический сад Уральского государственного университета, Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург, 1970—1990-е гг.). Растения, интродуцированные позднее с Потаниных и Ильменских Гор (Ботанический сад УрО РАН, 1990-е гг.), как и в исходных популяциях, имеют более короткие прицветники. Форма с длинными прицветниками интересна тем, что сближает *O. ponomarjevii* с еще одним родственным сибирским видом *O. longibracteata* Kar. et Kir.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Федченко Б. А., Базилевская Н. А., Борисова А. Г. Сем. *Leguminosae* — Бобовые // Флора юго-востока европейской части СССР. М.; Л., 1931. Ч. 2. Вып. 5. С. 557—633.

Васильченко И. Т., Федченко Б. А. *Oxytropis* DC. (кроме секций *Baicalia* и *Polyadena*) // Флора СССР. М.; Л., 1948. Т. 13. С. 1—192, 221—229.

Васильченко И. Т. Остролодочник — *Oxytropis* DC. // Флора европейской части СССР. Л., 1987. Т. 6. С. 76—81.

Горчаковский П. Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск, 1969. 286 с.

Князев М. С. Остролодочник — *Oxytropis* DC. // Определитель высших растений Башкирской АССР (сем. *Brassicaceae* — *Asteraceae*). М., 1989. С. 103—106.

Князев М. С. Заметки по систематике и хорологии видов рода *Oxytropis* (*Fabaceae*) на Урале. I. Виды родства *Oxytropis uralensis* // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 9. С. 113—122.

Филиппов Е. Г., Куликов П. В., Князев М. С. Числа хромосом рода *Oxytropis* (*Fabaceae*) на Урале // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 6. С. 138—139.

Юрцев Б. Ю. Материалы к систематике арктических остролодочников // Бот. матер. гербария БИН АН СССР. Л., 1959. Т. 19. С. 233—273.

Pallas P. Astragalorum descriptae et iconibus coloratis illusstratae a P. S. Pallas, Lipsiae, 1800. 124 p. 91 tab.

Ботанический сад УрО РАН
Екатеринбург

Получено 29 V 1998

SUMMARY

Oxytropis from the South Urals, which was attributed formerly to *O. ambigua* is very polymorphous and may be divided into three races. These can not be identified as *O. ambigua* s. str. from Siberia. Two new species, *O. baschkirensis* (with two subspecies, Fig. 1) and *O. ponomarjevii* (Fig. 3) are described.

УДК 582.842.2(—924/—925) Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 1

© В. В. Никитин

НОВЫЕ ТАКСОНЫ РОДА *VIÒLA* (*VIOLACEAE*) ФЛОРЫ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

V. V. NIKITIN. THE NEW TAXA OF THE GENUS *VIOLA* (*VIOLACEAE*) IN THE EAST EUROPEAN FLORA

Описаны 13 нотовидов из подрода *Vida*, 5 нотоподвидов и 2 гибридные формы рода *Viola* флоры Восточной Европы. Трем таксонам (*Viola canina* subsp. *contracta*, *V. nemoralis* subsp. *abbreviata*, *V. litoralis* subsp. *litvinovii*) впервые придан ранг подвида. Даны практические рекомендации для определения естественных гибридов фиалок.

Ключевые слова: *Viola*, систематика, новые таксоны. Восточная Европа.

Род *Viola* L. — сложная в таксономическом отношении группа цветковых растений. Многие исследователи недооценивают роль и распространение естественных гибридов (нотовидов), что приводит к возникновению проблем в таксономии группы и затрудняет идентификацию образцов. С момента выхода монографической обработки рода во «Флоре СССР» (Юзепчук, 1949; Клоков, 1949) накопился достаточно большой материал, касающийся номенклатуры, рангов, географического распространения и морфологии таксонов фиалок, нуждавшийся в уточнениях и критическом пересмотре.

Ранее мы проводили исследования по систематике и морфологии фиалок Восточной Европы и Кавказа, изучали характерное для рода явление гибридизации (Никитин, 1998а, б). В данной работе приводятся описания новых гибридов (нотовидов) подрода *Viola* с территории Восточной Европы, а также представлены новые комбинации.

При определении гибридов фиалок полезно учитывать следующее.

1. У гибридов между видами разных подсекций секции *Trigonocarpea* обычно хорошо выражен гетерозис. Гибриды стерильны, но способны к интенсивному вегетативному размножению и произрастают в природе хорошо выраженными клонами, нередко образуя так называемые «ведьмины кольца».

2. Эффект гетерозиса обычно не выражен у внутриподсекционных гибридов между видами из подсекций *Arosulatae* и *Rosulantes* (секции *Trigonocarpea*) и у внутрисекционных гибридов в секциях *Viola*. *Plagiostigma* и *Melanium*. Эти гибриды обычно более или менее фертильны, но могут быть и стерильными

3. Гибриды между видами разных секций подрода *Viola* обычно недоразвиты и совершенно стерильны. Цветки у них, как правило, вообще не образуются, а иногда наблюдаются и аномалии в развитии вегетативных органов, такие как сокращение срока роста и недоразвитие удлиненного побега и изменение формы и симметрии листовой пластинки.

4. При сборе в природе стерильных гибридов желательно обращать внимание на то, какие виды фиалок произрастают поблизости и могут потенциально являться родителями гибрида.

5. Фертильные межвидовые гибриды, напротив, совсем не обязательно произрастают среди родителей (например, *V.* × *ruprechtiana*, *V.* × *ritschliana* и др.).

6. Гибриды с участием *V. rupestris* subsp. *rupestris* характеризуются очень коротким и своеобразным опушением черешков, чашелистиков и цветоножек (всех вместе или чего-либо из них).

7. Чешуевидные листья, расположенные в основании надземных побегов гибридов с участием *V. mirabilis*, рыжевато-бурые, довольно ярко окрашенные, особенно весной, а их листовые пластинки при сушке покрываются бурыми пятнами.

Приводим новые таксоны рода *Viola* (*Violaceae*) флоры Восточной Европы. Географическое распространение таксонов на территории флоры Восточной Европы

дается по районам, принятым во «Флоре европейской части СССР» (1974). Если описываемые растения встречаются за пределами этой флоры, их распространение приводится в разделе «Общее распространение».

Новые комбинации в ранге подвида

Viola canina L. subsp. contracta (Vl. Nikit.) Vl. Nikit. comb. et stat. nov. (Sect. *Trigonocarpea* Godr., subsect. *Arosulatae* Borbas, ser. *Vericaninae* Juz. ex Vl. Nikit.). — *V. canina* L. var. *contracta* Vl. Nikit. 1996, Фл. Вост. Европы, 9 : 193. — Фиалка сжатая.

Описан по гербарным материалам их Мурманской, Архангельской, Костромской областей, Хибин и севера Скандинавии.

Тип: «Мурманская губ., Мурманская жел. дор., ст. Хибины, Хибинские горы (Умптек), альпийский лужок в верховьях М. Белой, 25 VII 1921, № 143, О. Полянская» (LE!).

Вост. Европа: Аркт. (Аркт.-Евр.); Сев. (Хибины); Центр. (Волж.-Кам.: северо-запад). — Тундры. — Общ. распр.: Зап. и Вост. Сиб. (север), Сканд. (север).

V. canina subsp. *contracta* отличается от *V. canina* subsp. *canina* главным образом наличием розеточных листьев и расположенных в их пазухах цветков. Форма листовой пластинки, размер прилистников этих 2 подвидов весьма сходны. Проростки и ювенильные растения типичной *V. canina* имеют соответственно розеточную и полурозеточную (с олиственным стеблем и розеткой прикорневых листьев) жизненную форму. Это позволяет рассматривать *Viola canina* subsp. *contracta* как возникшую путем неотении форму *V. canina*, более приспособленную к выживанию в суровых условиях Арктики при очень коротком вегетационном периоде.

Сходные преобразования жизненной формы, по-видимому, происходили и при обособлении *Viola microceras* Rupr. из секции *Dischidium*.

Перевод *V. canina* var. *contracta*, так же как и приводящихся далее *V. nemoralis* Kütz. var. *abbreviata* и *V. litoralis* Spreng. var. *litvinovii*, в ранг подвида связан с хорошо выраженными ареалами. Вместе с тем различия между ними не столь велики, чтобы придавать этим таксонам видовой ранг. Подобная необоснованная, на наш взгляд, рокировка была недавно сделана Н. Н. Цвелевым (2000), переведшим в ранг вида *V. rupestris* F. W. Schmidt subsp. *glaberrima* (Murb.) Vl. Nikit. и *V. rupestris* subsp. × *glabrescens* (Neum.) Vl. Nikit., отличающихся от типового подвида лишь не вполне перекрывающимся ареалом, а также опушением всех частей растения.

Viola nemoralis Kütz., subsp. abbreviata (Vl. Nikit.) Vl. Nikit. comb. et stat. nov. (Sect. *Trigonocarpea* Godr., subsect. *Arosulatae* Borbas, ser. *Vericaninae* Juz. et Vl. Nikit.). — *V. nemoralis* Kütz. var. *abbreviata* Vl. Nikit. 1996, Фл. Вост. Европы, 9 : 194. — *V. pobedimovae* C. Serg. 1961, Бот. мат. (Ленинград) 21 : 281. — Фиалка укороченная.

Описан по гербарным материалам с севера Европы.

Тип: «Арханг. губ., Кольский полуостр., бл. ст. Хибины, 14 (27) VI 1921, Д. Литвинов» (LE!).

Вост. Европа: Аркт. (Аркт.-Евр.); Сев. (Кар.-Мурм.: Мурманская обл.). — Сосновые и березовые леса, берега рек, озер, травянистые тундры, горные склоны. — Общ. распр.: Зап. и Вост. Сиб. (север), Сканд. (север).

V. nemoralis subsp. *abbreviata* отличаются от *V. nemoralis* subsp. *nemoralis* наличием прикорневых листьев, меньшими размерами (до 10—15 (20) см выс.), более многочисленными и короткими стеблями и более крупными прилистниками, равными у средних листьев 0.5—1.3 длины черешка. Листья сердцевидные, в основании сердцевидные или неглубокосердцевидные, на верхушке острые. Розеточные листья немногочисленны или иногда отсутствуют. Цветки расположены только в пазухах

стеблевых листьев, крупные, до 2.5 см в длину, несколько более крупные, чем у *V. nemoralis* subsp. *nemoralis*.

Viola litoralis Spreng. subsp. litvinovii (Vl. Nikit.) Vl. Nikit. comb. et stat. nov. (Sect. *Trigonocarpea* Godr., subsect. *Arosulatae* Borbas, ser. *Vericaninae* Juz. ex Vl. Nikit.). — *Viola × litoralis* Spreng. var. *litvinovii* Vl. Nikit. 1996, Фл. Вост. Европы, 9 : 194. — Фиалка Литвинова.

Описан с севера Европы.

Тип: «Арханг. губ., Кольск. полуостр., Хибины, песчаный берег озера, 24 VII 1925, Д. Литвинов» (LE!).

Вост. Европа: Сев. (Кар.-Мурм.). — Лиственные и сосновые леса, берега рек, озер. — Общ. распр.: Зап. и Вост. Сиб. (север), Сканд. (север).

Viola litoralis subsp. *litvinovii* отличается от типичного *V. litoralis* наличием одиночных розеточных листьев. Этот подвид занимает промежуточное положение между *V. canina* subsp. *contracta* и *V. nemoralis* subsp. *abbreviata*. От них в свою очередь он отличается очень длинными цветоножками, превышающими длину своего листа в 2 раза и более, и наличием не только плодущих, но и одиночных бесплодных цветков.

Новые гибриды (нотовиды)

Viola × pynzarii Vl. Nikit. nothosp. nov. (Sect. *Trigonocarpea* Godr., subsect. *Rosulantes* Borbas; *V. reichenbachiana* Jord. × *V. tanaitica* Grosset). — Фиалка Пынзаря.

Plantae perennes, foliis numerosis et caulibus ascendentibus, 20—25 cm alt. Rhizoma lucide fuscum, apice foliis squamiformibus, atro-fuscis, triangularibus, margine fimbriatis obtectum. Laminae foliorum oblongo-vel late ovato-cordatae, apice acutae vel frequentius attenuatae, basi pofunde sed plerumque sat late cordatae, margine vix crenato-denticulatae. Stipulae 1—1.5 cm lg., 1.5—3 mm lt., lanceolatae, fuscae, margine longe et anguste fimbriatae, vel virides, margine grosse dentatae. Nec flores, nec fructus formantur.

Typus: «Moldavia, distr. Dondiuschansk, prope pag. Rud, locus Rud-Gavan, parcella 23, quercetum montanum, 13 VI 1988, P. Y. Pynzar» (LE).

Nomen in honorem botanici Kischinevensis P. Y. Pynzarii specimen scriptum colligentis datum est.

Многолетние совершенно стерильные растения с многочисленными розеточными листьями и многочисленными восходящими стеблями 20—25 см дл. Корневище светло-бурое, 3—4 мм толщ., на верхушке покрытое темными, черно-бурыми, треугольными и по краю бахромчатыми чешуевидными листьями. Листовые пластинки продолговато- или широкотреугольно-яйцевидные, на верхушке острые или чаще оттянуто заостренные, в основании глубоко, но довольно широко сердцевидные, по краю неглубоко городчато-зубчатые. Прилистники, 1—1.5 см дл. и 1.5—3 мм шир., ланцетные; бурые, по краю длинно- и узкобахромчатые, или зеленые, по краю крупнозубчатые. Ни цветков, ни плодов не образуется.

Название дано в честь кишиневского ботаника П. Я. Пынзаря, собравшего описываемый образец.

Тип: «Молдавия, Дондюшанский р-н, близ с. Рудь, урочище Рудь-Гаван, кв. 23, стынковая дубрава, 13 VI 1988, П. Я. Пынзарь» (LE).

Вост. Европа: Зап. (Молд.). — В суходольных, нагорных, дубравах. — Эндемик.

Viola × tzvelevii Vl. Nikit. nothosp. nov. (Sect. *Trigonocarpea* Godr., subsect. *Arosulatae* Borbas, ser. *Elatiorae* Vl. Nikit.; *V. accrescens* Klok. × *V. nemoralis* Kütz.). — *V. pumila* auct. non Chaix × *V. montana* auct. non L.; Юз. 1949, Фл. СССР, 15 : 394, 398. — Фиалка Цвелёва.

Plantae perennes, arosulatae, fertiles sterilisve, caulibus foliosis paucis (1—4), erectis vel adscendentibus. Caules foliis remotis, sub anthesi ad 18—25 cm alt., fructificatione ad 40—60 cm alt. Internodia caulina plerumque longa, media ad 5—12 cm lg. Laminae foliorum triangulari-oblongo-ovoideae, in parte caulis media aestate medio 5—6 cm lg., 2—2.5 cm lt., basi admodum non profunde late cordatae vel truncatae, in petiolo plus minusve alato decurrente, margine denticulatae. Stipulae magnae, late lanceolatae, 1.5—3 cm lg., 3—7 mm lt.; in foliis inferioribus petiolo duplo breviores, in foliis mediis petiolo aequilongae, in foliis superioribus petiolo duplo-triplo superantes. Flores haud magni, ca. 1—1.3 cm longi, caerulescentes. Capsulae amplae ca. 1 cm lg., triangulares, late dehiscentes. Semina oblongo-ovoidea, ca. 1.9—2 mm longa, matura atro-fusca. (Vide figure, *1*).

Typus: «Reg. Samarica, reservatum Zhiguliense, insula Sredysh, variiherbetum riparium, 4 IX 1990, N 243, N. Tzvelev» (LE).

Affinitas. Planta nostra *V. accrescente* Klok., *V. nemorale* Kütz. et *V. persicifolia* Schreb., similis. A *V. accrescente* laminis foliorum basi late et non profunde cordatis truncatisve (non cuneatis) et stipulis minoribus differt. *V. nemoralis* a *V. tzvelevii* laminis foliorum basi magis profunde et anguste cordatis et stipulis minoribus bene diagnoscitur. *V. persicifolia* autem constitutione magis molle, plantae dimensionibus minoribus, laminis foliorum tenuibus flavo-virentibus, stipulis minoribus, floribus lacteis (non caerulescentibus) et capsulis multo minoribus diversa est.

Nomen in honorem botanici clarissimi et excellentis Petropolitani N. N. Tzvelevii, qui ad huic nothospeciei materies admodum completa in reservato Choprense et in viciniis urbis Samarae collegit, datum est.

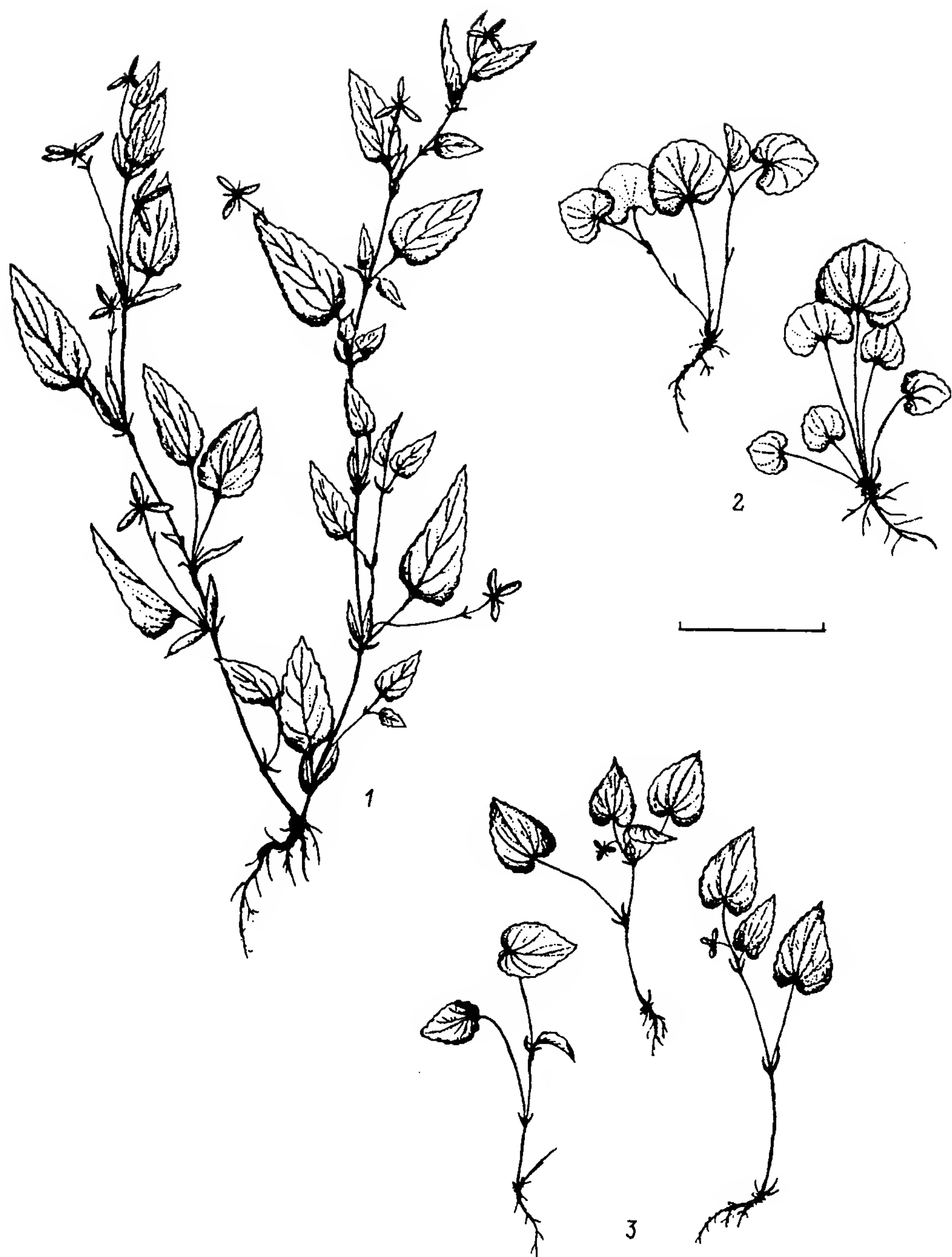
Многолетние фертильные или стерильные растения с прямостоячими или восходящими немногочисленными (1—4) олиственными стеблями и без розетки прикорневых листьев. В период цветения стебли достигают 18—25 см дл., при плодоношении — 40—60 см дл. Междоузлия в средней части стебля обычно длинные — 5—12 см дл. Листья широко расставлены вдоль стебля. Листовые пластинки треугольно-продолговато-яйцевидные, достигающие в средней части стебля в середине лета 5—6 см дл. и 2—2.5 см шир.; в основании очень неглубоко- и широкосердцевидные или усеченные, низбегающие в более или менее окрыленный черешок; по краю мелкозубчатые. Прилистники крупные, широколанцетные, 1.5—3 см дл. и 3—7 мм шир., цельнокрайные или мелкозубчатые; у нижних листьев равные половине длины черешка, у средних — равны по длине черешку, а у верхних — в 2—3 раза превышают длину черешка. Цветки некрупные, около 1—1.3 см дл. Коробочки (если есть) крупные, около 1 см дл., трехгранные, широко растрескивающиеся. Семена продолговато-яйцевидные, около 1.9—2 мм дл., зрелые — темно-бурые. (См. рисунок, *1*).

Тип: «Самарская обл., Жигулёвский заповедник, остров Средыш, береговое разнотравье, 4 IX 1990, № 243, Н. Цвелёв» (LE).

Родство. Растение сходно с *V. accrescens* Klok., *V. nemoralis* Kütz. и *V. persicifolia* Schreb. От *V. accrescens* отличается широко- и неглубокосердцевидными или усеченными, а не клиновидными в основании листовыми пластинками и менее крупными прилистниками. От *V. nemoralis* хорошо отличается неглубоко- и широкосердцевидными в основании листовыми пластинками и более крупными прилистниками. От *V. persicifolia* отличается более грубой конституцией, большими размерами всего растения, довольно жесткими темно-зелеными, а не тонкими желтовато-зелеными листовыми пластинками, голубоватыми, а не молочно-белыми цветками, более крупными прилистниками и значительно более крупными коробочками.

Название дано в честь известного ботаника Н. Н. Цвелёва, собравшего в Хопёрском государственном заповеднике и в окрестностях Самары репрезентативный материал по этому гибриду.

Вост. Европа: Центр. (Волж.-Дон.); Вост. (Заволж.). — На полянах и опушках, в зарослях кустарников, на пойменных лугах, опушках пойменных дубрав. — Общ. распр.: Зап. Сибирь (юго-запад).



Viola × tzvelevii f. *tzvelevii* (=*Viola accrescens × V. nemoralis*) (*1*), *Viola × yurii* (=*Viola collina × V. rivinia-na*) (2), *Viola × viatkensis* (=*V. canina × V. selkirkii* (*3*).

Рисунки выполнены М. А. Азаркииой. Масштабиая лииейка — 6 см.

Нотовид произошел в результате интрогрессивной гибридизации *Viola accrescens* и *V. nemoralis*, между которыми он занимает промежуточное положение. В природе он существует в 2 формах — фертильной и стерильной: *V.* × *tzvelevii* Vl. Nikit. f. *tzvelevii* и *V.* × *tzvelevii* Vl. Nikit. f. *tschistopolensis* Vl. Nikit.

a. *Viola* × *tzvelevii* Vl. Nikit. f. *tzvelevii*. — Фналка Цвелёва.

Растення фертильные.

Тнп: Тнп названня гибрида V. × tzvelevii Vl. Nikit.

Паратнпы (paratypi). Воронежская обл., Хопёрскнй заповеднnк, пойменный луг блнз кордона Серебрянка, 7—8 км ССВ от Новохопёрска, 29 VII 1980, № 1175, Н. Цвелёв (LE); Воронежская обл., Хопёрскнй заповеднnк у дороги через пойменный луг к СЗ от сел. Варварино в 16—17 км к ССВ от Новохопёрска, 29 VI 1980, № 72, Н. Цвелёв (LE).

Вост. Европа: Центр. (Волж.-Дон.); Вост. (Заволж.). — На пойменных лугах, опушках пойменных дубрав. — Общ. распр. Зап. Снбнрь (юго-запад).

b. **Viola × tzvelevii Vl. Nikit. f. tschistopolensis Vl. Nikit. forma nov.** — Фналка чнстопольская.

Plantae steriles.

Typus: «Gub. Kasanensis, distr. Tschistopolensis, inter pag. Volczja et urb. Novoscheschminsk, in declivitate austro-orientale ad fl. Volczja, in parte inferiore, 8—10 VIII 1884, S. Korzchinsky» (LE).

Растення стерильные.

Тнп: «Gub. Kasanensis, distr. Tschistopolensis, между с. Волчьей н Новошешмннском. На юго-восточном нзвестняковом склоне по р. Волчьей, в ннжней частн, 8—10 VIII 1884 S. Korzchinsky» (LE).

Паратнп (paratypus). «Воронежская обл., Хопёрский заповеднnк, в 9—10 км к ССЗ от Новохопёрска, поляна в пойменном лесу в 2 км к ЮЗ от кордона Кашновскнй (правобережье Хопра), 20 VI 1979, № 686, Н. Цвелёв» (LE).

Вост. Европа: Центр. (Волж.-Дон.); Вост. (Заволж.). — На полянах н опушках, в зарослях кустарннков, на пойменных лугах, опушках пойменных дубрав. — Общ. распр.: Зап. Снбнрь (юго-запад).

Viola × poltavensis Vl. Nikit. nothosp. nov. (Sect. *Trigonocarpea* Godr., subsect. *Arosulatae* Borbas; *V. montana* L. (=*V. elatior* Fries) × *V. nemoralis* Kütz.)). — Фиалка полтавская.

Plantae perennes, arosulatae, 35—50 cm alt. partium fertiles sterilesve. Rhizomata ascendentia, atro-fusca, 1.5—2 mm crassa. Laminae foliorum triangulari-ovatae, basi non profunde et late cordatae, margine denticulatae. Stipulae forma et dimensionibus a haud magnis (ca. 1 cm lg. et 2 mm lt.), lanceolatis et integerrimis; ad magnas (ca. 3 cm lg. et 8 mm lt.), late lanceolatas et grosse dentatas variantes. Capsulae ex ovariis florum chasmogamorum plerumque non formantur, dum ex ovariis florum cleistogamorum capsulae habitu normaliter evolutae frequenter formantur.

Typus: «Prov. Poltavica, distr. Prilukensis, prope pag. Rzhavtza, declivitas valliculae australis nemore collocato, 30 VII 1916, S. S. Ganeschin» (LE!).

Многолетние частично фертильные или стерильные растения, 30—50 см выс., без розетки прикорневых листьев. Корневища бурые, восходящие, толщиной 1.5—2 мм. Листовые пластинки треугольно-яйцевидные, в основании неглубоко- и широкосердцевидные, по краю мелкозубчатые. Прилистники разных размеров и формы: от небольших, около 1 см дл. и 2 мм шир., ланцетных и цельнокрайных до крупных, около 3 см дл. и 8 мм шир., широколанцетных и крупнозубчатых. Коробочки из завязей хазмогамных цветков обычно не развиваются, тогда как из завязей клейстогамных цветков часто формируются внешне нормально развитые коробочки.

Тип: «Полтавская г., Прилукскій у., окр. с. Ржавца, южный склон с редким дубняком, 30 VII 1916, С. С. Ганешин» (LE).

Паратип (paratypus). Полтавская г., Прилукскій у., окр. с. Ржавца, склоны оврагов с березняком и дубняком, 27 VII 1917, С. С. Ганешин (LE).

Вост. Европа: Зап. (Днепр.). — На лесных опушках, склонах оврагов. — Общ. распр.: известен только из типового местонахождения.

Viola × tichomirovii Vl. Nikit. nothosp. nov. (Sect. *Trigonocarpea* Godr., subsect. *Arosulatae* Borbas; *V. canina* L. × *V. montana* L. (=*V. elatior* Fries)). — Фиалка Тихомирова.

Plantae perennes, arosulatae, complete steriles, 15—30 cm alt., caulibus numerosis ascendentibus. Rhizoma atrofuscum, ascendens, ca. 1 mm crassum. Laminae foliorum

oblongatae vel anguste triangulares, margine grosse crenato-dentatae, basi plus minusve truncatae vel rotundatae. Stipulae forma et dimensione ab anguste lanceolatis et rudimentalibus 0.5—1 cm lg. ad amplas late lanceolatas margine grosse dentatas 2—2.5 cm lg. variantes, interdum petiolo ad dimidium adnatae. Plantae nonullae flores non habent. Flores chasmogami caerulescentes, 1.3—1.8 cm lg., frequenter in pedicellis admodum longis folio tegenti 2—2.5 superantibus, steriles. Flores cleistogami steriles, breviter pedicellati, singuli — bini in axillas folia tegentes dispositi.

Typus: «Respublica autonoma Mordovica, distr. Bolscheberezniki, 5 km ad austro-orientalem a pag. Permisi, in ripa sinistra fl. Sura, palus caricosa arescens in valli vere inundata fl. Sura, 26 VI 1983, V. N. Tikhomirov et al.» (LE, cum isotypo).

Nomen in honorem cl. V. N. Tichomirovii studia florae Rossicae Europaeae districtuum mediorum per longum tempus ducens deditur.

Многолетние, совершенно стерильные растения, 15—30 см выс., с многочисленными восходящими стеблями, без розеточных листьев. Корневище черно-бурое, восходящее, около 1 мм толщ. Листовые пластинки продолговатые или узкотреугольно-яйцевидные, по краю крупногородчато- или пильчато-зубчатые, в основании более-менее усеченные или округленные. Форма и размеры прилистников варьируют от небольших, узколанцетных и рудиментарных, около 0.5—1 см дл., до крупных. широколанцетных, 2—2.5 см дл., по краю крупнозубчатых. Иногда прилистники до половины прирастают к черешку. Цветки имеются не на всех растениях. Хазмогамные цветки голубоватые, 1.3—1.8 см дл., часто на очень длинных цветоножках, в 2—2.5 раза превышающих кроющий лист. Бесплодные клейстогамные цветки расположены на очень коротких цветоножках по 1—2 в пазухе кроющего листа.

Тип: «Мордовская АССР, Большеберезниковский р-н, 5 км юго-восточнее с. Пермиси, на левом бер. р. Сура, пересыхающее осоковое болото в пойме Суры, 26 VI 1983, В. Н. Тихомиров и др.». (LE, с изотипом).

Название дано в честь В. Н. Тихомирова, в течение длительного времени возглавлявшего исследования флоры центральных районов Европейской России.

Вост. Европа: Центр. (Волж.-Дон.). — На пойменном лугу. — Общ. распр.: известен только из типового местонахождения.

Viola × igoschinae Vl. Nikit. nothosp. nov. (Sect. *Trigonocarpea* Godr., subsect. *Arosulatae* × subsect. *Rosulantes*; *V. mauritii* Tepl. × *V. nemoralis* Kütz.). — Фиалка Игошиной.

Plantae perennes, 18—28 cm alt., ad normam complete steriles, arosulatae vel foliis radicalibus singulis binisve. Rhizoma erectum vel ascendens, 1—1.5 mm crassum, atro-fuscum. Caules bini—deni, erecti, aequaliter foliosi. Laminae foliorum rotundato-vel oblongo-cordatae, margine pro more crenato-dentatae, laete virides, tenues, molles. Stipulae oblongo-vel late lanceolatae, 0.5—1.8 cm lg., integerrimae vel margine grosse dentatae. Flores chasmogami ad 3 cm lg., steriles. Flores cleistogami singuli—terni in axillis foliorum tegentium dispositi, steriles vel sat raro capsulis oblongo-triangularibus producentes, seminibus abortivis et ut videtur intertibus.

Typus: «Montes Uralenses Medii, praedium saltuarium Bogoslovskoe, in pinetis, 59° 53′ lat. bor., 29° 25′ long. or., 15 VIII 1928, K. Igoschina» (LE, cum isotypo).

Affinitas. Plantae propter characteribus multis *V. × neglectam* F. W. Schmidt et *V. × neglectiformem* Vl. Nikit. imitantes, a quibus tamen laminis foliorum tenuioribus, lucide viridibus, margine crenato-dentatis, nec non stipulis margine haud fimbriatis diagnoscintur.

Nomen in honorem K. N. Igoschinae, quae specimina huius nothospeciei in Montibus Uralensibus Mediis collegit, deditur.

Растения многолетние, 18—25 см выс., обычно стерильные, без розетки прикорневых листьев или с 1—2 прикорневыми листьями. Корневище вертикальное или восходящее, 1—1.5 мм толщ., темно-бурое. Стеблей 2—10. Они прямостоячие, равномерно облиственные. Листовые пластинки округло- или продолговато-сердцевидные, светло-зеленые, довольно тонкие, нежные, по краю обычно городчато-зубчатые.

Прилистники продолговато- или широколанцетные, 0.5—1.8 см дл., цельнокрайные или по краю крупнозубчатые. Хазмогамные цветки до 3 см дл., стерильные. Клейстогамные цветки по 1—3 в пазухе одного листа, стерильные или в редких случаях образующие продолговато-трехгранные коробочки с недоразвитыми и, по-видимому, невсхожими семенами.

Тип: «Средний Урал, Богословское лесничество, в сосновом бору, 59° 53′ с. ш. и 29° 25′ в. д., 15 VIII 1928, К. Игошина» (LE, с изотипом).

Родство. Растения, напоминающие по многим признакам *V.* × *neglecta* F. W. Schmidt и *V.* × *neglectiformis* Vl. Nikit., от которых, однако, отличаются более тонкими, по краю городчато-зубчатыми, светло-зелеными листовыми пластинками и небахромчатыми по краю прилистниками.

Название дано в честь К. Н. Игошиной, собравшей на Среднем Урале несколько образцов этого нотовида.

Вост. Европа: Центр. (Волж.-Кам.: Ср. Урал и Предуралье). — В хвойных лесах, реже в сырых березняках на месте сведенных лесов. — Общ. распр.: Зап. и Вост. Сиб.

Viola × neglectiformis Vl. Nikit. nothosp. nov. (Sect. *Trigonocarpea* Godr., subsect. *Arosulatae* × subsect. *Rosulantes*; *V. nemoralis* Kütz. × *V. tanaitica* Grosset). — Фиалка непритязательная.

Plantae perennes, 15—50 cm alt., plerumque omnino steriles, arosulatae vel foliis radicalibus singulis-quaternis. Rhizoma erectum vel adscendens, 1—3 mm crassum, atro-fuscum. Caules bini — octoni, erecti adscendentesve aequaliter foliosi. Laminae foliorum oblongo-, triangulari-vel rotundato-cordatae, margine solito serrulatae, subintegerrimae, obscure virides, plus minusve rigiduisculae. Stipulae oblongo-lanceolatae, 1.2—2.2 cm lg., margine grosse non profunde eroso-dentatae vel subintegerrimae. Flores chasmogami 1.5—3 cm lg., steriles. Flores cleistogami singuli—terni in axillis foliorum tegentionum dispositi, steriles vel sat raro capsulis oblongo-triangularibus producentes, seminibus abortivis et ut videtur intertibus.

Typus: «Gub. Kasanensis, distr. Yadrin, in silva frondosa inter pratos inundatos, 14 VII 1884, S. Korzchinsky» (LE!).

Affinitas. Plantae characteribus multis *V.* × *neglectam* F. W. Schmidt et *V.* × *igoschinae* Vl. Nikit. imitantes. Planta nostra a nothospecie prima stipulis latioribus et haud fimbriatis, a secunda laminis foliorum obscurioribus et rigidioribus, margine serrulatis (non crenato-dentatis) dignoscitur.

Многолетние, обычно совершенно стерильные растения, 15—50 см выс., без розетки прикорневых листьев или с 1—4 прикорневыми листьями. Корневище вертикальное или восходящее, 1—3 мм толщ., черное или темно-бурое. Стебли в числе 2—8, прямостоячие или восходящие, равномерно облиственные. Листовые пластинки продолговато-, треугольно- или округло-сердцевидные, по краю обычно мелкопильчатые или почти цельнокрайные, темно-зеленые, более-менее жестковатые. Прилистники продолговато-ланцетные, 1.2—2.2 см дл., по краю крупно неглубоко выщербленно-зубчатые или почти цельнокрайные. Хазмогамные цветки, 1.5—3 см дл., стерильные. Клейстогамные цветки по 1—3 в пазухе одного листа, стерильные или в редких случаях образующие продолговато-трехгранные коробочки с недоразвитыми и, по-видимому, невсхожими семенами.

Тип: «Казанская губ., Ядрин, в лиственном лесу среди заливных лугов, 14 VII 1884, S. Korzchinsky» (LE).

Паратип (paratypus). «Казанская губ., Чистопольский у., между Чистополем и Изгарами (в 15 верстах от первого), на луговинах в дубовом лесу, 5 VIII 1884, S. Korzchinsky» (LE).

Родство. Растения, напоминающие по многим признакам *V.* × *neglecta* F. W. Schmidt и *V.* × *igoschinae* Vl. Nikit. От первого нотовида отличаются более широкими и небахромчатыми по краю прилистниками, а от второго — более темными и жесткими, мелкопильчато-, а не городчато-зубчатыми по краю листовыми пластинками.

Вост. Европа: Центр. (Волж.-Дон.); Зап. (Днепр., Молд.). — В широколиственных и смешанных лесах. — Общ. распр.: известен только из Восточной Европы.

Viola × braunii F. W. Schmidt nothosubsp. zinserlingii Vl. Nikit. nothosubsp. nov. (Sect. *Trigonocarpea* Godr., subsect. *Arosulatae* × subsect. *Rosulantes*; *V. canina* L. subsp. *canina* × *V. rupestris* F. W. Schmidt subsp. *glaberrima* (Murb.) Vl. Nikit.). — Фиалка Цинзерлинга.

Plantae perennes, subglabrae, 3—5 cm alt., foliis radicalibus, caulibus brevibus foliosis. Rhizoma fuscens, ascendens. Laminae foliorum late ovatae, apice obtusatae vel oblongo-cordatae, apice acutae, supra pilis sat longis sparsis obtectae.

Typus: «Karelia, pag. Nadvoitzy, frutices ad ripam arenosam lac. Volotzkoje, 17 VI 1925, № 216, G. Zinserling» (LE!).

Affinitas. Hybrida nostra *V.* × *braunii* Borbas nothosubsp. *braunii* (=*V. canina* L. subsp. *canina* × *V. rupestris* F. W. Schmidt subsp. *rupestris*) habitu similis est, tamen pubescentia minuta pulveracea petiolorum, pedicellorum, cauluum et sepalorum destituta.

Nomen in honorem G. D. Zinserlingii, qui specimen scriptum collegit, datum est.

Многолетние растения, 3—5 см выс., с розеткой прикорневых листьев и короткими облиственными стеблями. Корневища буроватые, восходящие; листовые пластинки широкояйцевидные, на верхушке притуплённые, или продолговато-яйцевидные, на верхушке острые; на их верхней поверхности имеется опушение крупными рассеянными волосками.

Тип: «Карелия, с. Надвоицы, кустарники по песчаному берегу оз. Волоцкого, 17 VI 1925, № 216, G. Zinserling» (LE).

Родство. По габитусу сходен с *V.* × *braunii* Borbas nothosubsp. *braunii* (=*V. canina* L. × *V. rupestris* F. W. Schmidt subsp. *rupetris*), однако лишен характерного для этого нотоподвида мелкого, порошистого опушения стеблей, черешков, листовых пластинок, цветоножек и чашелистиков.

Название дано в честь Ю. Д. Цинзерлинга, собравшего описываемый образец.

Вост. Европа: Сев.; П. (Латвия, Эстония); Центр. (Лад.-Ильм.: север). — На лесных опушках, верещатниках, скалах, осыпях. — Общ. распр.: Зап. и Вост. Сиб.; Сканд.

Viola × wilibaldii Vl. Nikit. nom. nov. (Sect. *Trigonocarpea* Godr., subsect. *Arosulatae* × Sect. *Trigonocarpea* Godr., subsect. *Rosulantes*; *V. pumila* Chaix × *V. reichenbachiana* Jord.) — *V. lancifolia* Besser, 1809, Prim. Fl. Galic. I: 173, p. p.; non Thore, 1803. — Фиалка Вильбальда.

Plantae perennes 15—17 cm alt., stipulis anguste lanceolatis 1—1.5 cm lg., margine longe fimbriatis (fimbrillae stipularum parti indessectae aequilatae) et laminis foliorum late lanceolatis, basi cuneatis, apice acutis. Flores ca. 15 mm in diam.

Locus classicus. Polonia. «In sylva prope Stare siol circ. Brzezan. Cracoviae in collibus prope Bronowice, ad S. Bronislawam».

Lectotypus (Nikitin, h. l.): «*Viola lancifolia* mihi. In dumetis. α Herb. W. Besser» (planta inferior) (LE).

Многолетние растения, 15—17 см выс. Листовые пластинки широколанцетные, в основании клиновидные, на верхушке острые. Прилистники узколанцетные, по краю длиннобахромчатые; длина бахромок равна ширине нерассеченной части прилистника. Цветки около 15 мм в диам.

Описан из Польши: «In sylva prope Stare siol circ. Brzezan. Cracoviae in collibus prope Bronowice, ad S. Bronislawam».

Лектотип (Никитин, h. l.): «*Viola lancifolia* mihi. In dumetis. α Herb. W. Besser» (нижнее растение на гербарном образце) (LE).

Распространение. — Ср. Евр. (Польша). — В лесах. — Известен только из типового местонахождения.

Описание *Viola lancifolia* в работе W. Besser (l. c.) неполно, поэтому мы сочли необходимым сопроводить наше название *Viola* × *wilibaldii* новым диагнозом, основанным на признаках типового образца.

Viola × rupestriformis Vl. Nikit. nothosp. nov. (Sect. *Trigonocarpea* Godr., subsect. *Arosulatae* × Sect. *Trigonocarpea* Godr., subsect. *Rosulantes*; *V. montana* L. × *V. rupestris* F. W. Schmidt subsp. *rupestris*). — Фиалка скальноподобная.

Plantae perennes, arosulatae, ut videtur steriles, 10—30 cm alt. Rhizoma fuscum, ascendens. Caules, stipulae, petioli, laminae foliorum, pedicelli, bracteolae et sepali dense pilis parvis brevissimis pulveraceis pubescentes.

Typus: «Gub. Kasanensis, distr. Swiazchsk, prope pagum Pribrezhnyi Morkwasch, in colle meridionali ad rivulum Klikovka, 15 V 1885, S. Korzchinsky» (LE).

Многолетние, по-видимому, стерильные растения без розетки прикорневых листьев, 10—30 см выс. Корневище бурое, восходящее. Стебли, прилистники, черешки, листовые пластинки, цветоножки, прицветнички и чашелистики густо порошисто опушены мелкими волосками.

Тип: «Казанская губерния, Свяжский уезд, около дер. Прибрежный Морквaш, на южном склоне у ручья Кликовки, 15 V 1885, S. Korzchinsky» (LE).

Вост. Европа: Центр. (Волж.-Дон.). — В светлых лесах, на опушках, в зарослях кустарников. — Общ. распр.: Ср. Евр.

Этот нотовид разделен на 2 нотоподвида, так как в соответствии с требованием статьи H.4.1. «Международного кодекса ботанической номенклатуры» гибрид между одной парой родительских видов может иметь только одно законное название.

a. **Viola × rupestriformis Vl. Nikit. nothosubsp. rupestriformis.**

Многолетние, по-видимому, стерильные растения без розетки прикорневых листьев, 10—20 см выс. Корневище бурое, восходящее. Стебли, прилистники, черешки, листовые пластинки, цветоножки, прицветнички и чашелистики густо порошисто опушены мелкими волосками. Прилистники широколанцетные, цельнокрайные или крупнозубчатые, равные по длине 0.5—3 длинам черешка. Листовые пластинки от широкотреугольно-яйцевидных до продолговато-треугольных; в основании неглубоко- и широкосердцевидные или усеченные, на верхушке острые, не оттянутые. Цветки около 1.5 см дл., по-видимому голубые, на цветоножках, в 1.5—3 раза превышающих длину своего кроющего листа.

Тип: тип названия нотовида *V.* × *rupestriformis* Vl. Nikit.

Вост. Европа: Центр. (Волж.-Дон.). — В светлых лесах, на опушках, в зарослях кустарников. — Общ. распр.: известен только из типового местонахождения.

Более похож на *V. rupestris* F. W. Schmidt subsp. *rupestris*.

b. **Viola × rupestriformis Vl. Nikit. nothosubsp. kovenensis Vl. Nikit. nothosubsp. nov.** (*V.* × *kovenensis* Vl. Nikit. h. l. nom. illegit.). — Фиалка ковенская.

Plantae perennes, arosulatae, 25—30 cm alt. Partes epigaeae diversae, caules, stipulae, petioli, laminae foliorum, pedicelli, bracteolae et sepali inclusis dense pilis parvis brevissimis pulverasceis pubescentes. Rhizoma fuscum, 1.5—2 mm crassum. Caules solitarii vel pauci, ascendentes, in parte superiore foliis plurimis congregatis. Laminae foliorum 5—7 cm lg., 1.3—1.6 cm lt., lanceolatae, basi truncatae, rotundatae vel late cuneatae, margine serrato-dentatae. Petioli breves, foliorum mediorum laminis sesqui breviores, foliorum superioriorum laminis quintuplo-deciplo breviores. Stipulae anguste lanceolatae, magnae, laminas dimidio superantes, margine grosse dentatae. Flores chasmogami ca. 2 cm lg., solitarii. Flores cleistogami etiam solitarii, steriles, brevissime pedicellati, in parte caulis superiore dispositi.

Typus: «Prov. Kovenensis 1843—44, № 502 [sine coll.]» (LE).

Многолетние растения, 25—30 см выс., без розетки прикорневых листьев. Все надземные части растения, в том числе стебли, прилистники, черешки, листовые пластинки, цветоножки, прицветнички и чашелистики, густо порошисто опушены мелкими, очень короткими волосками. Корневище бурое, 1.5—2.0 мм толщ. Стебли одиночные или немногочисленные, восходящие; большинство листьев скучено в верхней части стебля. Листовые пластинки 5—7 см дл. и 1.3—1.6 см шир., ланцетные, в основании усеченные, округленные или ширококлиновидные, по краю крупнопильчато-зубчатые. Черешки короткие: у средних листьев в 1.5, у верхних — в 5—10 раз короче пластинок. Прилистники узколанцетные, крупные, превышающие половину длины листовой пластинки, по краю крупнозубчатые. Хазмогамные цветки около 2 см дл., одиночные. Клейстогамные цветки также одиночные, бесплодные, расположенные в верхней части стебля на очень коротких цветоножках.

Тип: «Ковенская губ. 1843—44. № 502 [sine coll.]» (LE).

Общ. распр. Ср. Евр. — В лесах и на опушках. — Известен только из типового местонахождения.

Более похож на *V. montana* L.

Viola × krascheninnikoviorum Vl. Nikit. nothosp. nov. (Sect. *Trigonocarpea* Godr., subsect. *Arosulatae* × Sect. *Trigonocarpea* Godr., subsect. *Rosulantes*; *V. accrescens* Klok. × *V. rupestris* F. W. Schmidt subsp. *rupestris*). — *V. pumila* auct. non Chaix × *V. rupestris* F. W. Schmidt, s. l.; Юз. 1949, Фл. СССР, 15 : 389, 394. — Фиалка Крашенинниковых.

Plantae perennes arosulatae vel foliis radicalibus paucis, sub anthesi 8—15 cm alt. Caules, petioli, stipuli, laminae foliorum, pedicelli et interdum sepali pilis parvis brevissimis pubescentes. Laminae foliorum late vel oblongo-cordatae, basi late cuneatae in petiolo decurrentes, apice inattenuatae, margine serrulato-denticulatae. Stipulae lanceolatae, 0.5—1.5 petioli longitudinis aequantes. Flores ca. 1 cm lg., in pedicellis 1.5—2 folii tegentis longitudinis aequantes.

Typus: «Distr. Czeljabinsk, provinciae Orenburgensis 〈...〉 14 V [19]08, V. M. et Ipp. M. Krascheninnikov» (LE).

Многолетние растения без розетки прикорневых листьев или с немногочисленными розеточными листьями, достигающие в период цветения 8—15 см выс. Стебли, черешки, прилистники, листовые пластинки, цветоножки, а иногда и чашелистики опушены мелкими волосками. Листовые пластинки широко- или продолговато-ланцетные, в основании ширококлиновидные, низбегающие в черешок, на верхушке острые, неоттянутые, по краю мелко пильчато-зубчатые. Прилистники ланцетные, равные 0.5—1.5 длины черешка. Цветки около 1 см дл. на цветоножках, равных 1.5—2 длинам кроющего листа.

Тип: «Челябинский уезд Оренбургской губернии 〈...〉 14 V [19]08, В. М. и Ипп. М. Крашенинниковы» (LE).

Вост. Европа: В. (Заволж.). — В степях, среди кустарников, на опушках лесов. — Общ. распр.: известен только из типового местонахождения.

Viola × sukaczewii Vl. Nikit. nothosp. nov. (Sect. *Trigonocarpea*, subsect. *Arosulatae* × Sect. *Mirabiles*; *V. nemoralis* Kütz. × *V. mirabilis* L.). — Фиалка Сукачева.

Plantae percnnes, foliis radicalibus paucis et caulibus erectis ascendentibusve, sub anthesi 15—18 cm alt. Rhizomata atro-fusca, 2—5 mm in diam., apice foliis squamifomibus atro-fuscis obtecta. Laminae foliorum fusco-virides, rotundato-vel oblongo-cordatae, 2—4 cm in diam. Stipulae magnae, late lanceolatae, 1.5—2.5 cm lg., margine grosse dentatae, is *Violae mirabilis* conformes. Flores radicales ut videtur desunt. Flores caulini chasmogami sunt.

Typus: «Prov. Samarensis, distr. Buzulukensis, silva frondosa parte septentrionale praedii salutarii Mogutovensis, 13 V 1903, V. N. Sukaczev» (LE, cum isotypo).

Nomen in honorem V. N. Sukaczevii viri docti cognoti deditur.

Многолетние растения с немногочисленными розеточными листьями и многочисленными прямостоячими или восходящими стеблями, достигающими в период цветения 15—18 см выс. Корневище темно-бурое, 2—5 мм в диам., на верхушке покрыто темно-бурыми чешуевидными листьями. Листовые пластинки буровато-зеленые, округло- или продолговато-сердцевидные, 2—4 см в диам. Прилистники крупные, широколанцетные, 1.5—2.5 см дл., по краю крупнозубчатые, похожие на прилистники *V. mirabilis* L. Цветки в пазухах розеточных листьев, по-видимому, не развиваются. Цветки в пазухах стеблевых листьев хазмогамные.

Тип: «Самарская губ., Бузулукский уезд, лиственный лес [в] северной части Могутовского лесничества, 13 V 1903, В. Сукачев» (LE, с изотипом).

Название дано в честь В. Н. Сукачева, собравшего несколько образцов этого гибрида.

Вост. Европа: В. (Заволж.). — В смешанных и широколиственных лесах. — Общ. распр.: известен только из типового местонахождения.

Viola × yurii Vl. Nikit. nothosp. nov. (Sect. *Trigonocarpea*, subsect. *Rosulantes* × Sect. *Viola*; *V. collina* Besser × *V. riviniana* Reichenb.). — Фиалка Юрия.

Plantae perennes, 7—9 cm alt., complete steriles, foliis radicalibus 3—5, caulibus 1—2 vel acaule. Rhizoma obscura, atro-fusca, foliis squamiformibus obscuris, late

triangularibus obtecta. Caules et petioli glabri, 4—7 cm lg. Laminae foliorum radicalium rotundato- oblongo- vel reniformi-cordatae, interdum asymmetricae, laete fusco micropunctatae vel microstriatae, supra interdum sparse setoso-pilosae, 2—4 cm in diam. Laminae foliorum caulinorum oblongo- vel rotundato-cordatae, plerumque asymmetricae. Stipulae foliorum radicalium angustae, lineari-subulatae, virides vel fuscae, fimbrillis angustis, latitudini partis stipularum indissectis aequilongae. Stipulae foliorum caulinorum lineari-subulatae, virides, interdum rudimentales vel nullae. Caules in parte inferiore plerumque folio rudimentali, stipula foliorum radicalium simili et ut videtur foliis squamiformibus in flagellis speciebus e sect. *Viola* analogico. Nec flores, nec capsulis format. (Vide fig., 2).

Typus: «Prov. Tulensis, distr. Zaoksky, massivum silvarum ad occidentem a vie ferreae statione Priokskaja, Pinetum parcellis Vaccinii vitis-idaea, 17 V 1989, Y. Alexejev» (LE, cum isotypo).

Nomen in honorem Yuri E. Alexejevii, qui hae plantae in prov. Tulensis inter parentes collegit, datum est.

Многолетние, совершенно стерильные растения с розеткой из 3—5 листьев и 1—2 недоразвитыми стеблями или без стеблей. Стебли и черешки голые, 4—7 см дл. Листовые пластинки розеточных листьев округло-, продолговато- или почковидно-сердцевидные, иногда несимметричные, покрытые мелкими светло-бурыми точками и штрихами, сверху иногда рассеянно щетинисто опушенные, 2—4 см в диам. Листовые пластинки стеблевых листьев продолговато- или округло-сердцевидные, обычно асимметричные. Прилистники розеточных листьев узкие, линейно-шиловидные, зеленые или бурые, с узкими бахромками, длина которых равна ширине нерассеченной части прилистника. Прилистники стеблевых листьев линейно-шиловидные, зеленые, иногда рудиментарные или отсутствуют. В нижней части стебля обычно имеется зеленый чешуевидный лист, напоминающий прилистник розеточных листьев и, по-видимому, аналогичный чешуевидным листьям, имеющимся на ползучих побегах видов секции *Viola*. Ни цветков, ни плодов не образуется. (См. рисунок, 2).

Тип: «Тульская обл., Заокский р-н, лесной массив к западу от ст. Приокская, сосновый бор с парцеллами брусники, 17 V 1989, Ю. Алексеев» (LE, с изотипом).

Название дано в честь Ю. Е. Алексеева, который собрал эти растения среди родительских видов в Тульской обл.

Вост. Европа: Центр. (Волж.-Дон.) — В сосновом лесу. — Общ. распр.: известен только из типового местонахождения.

Viola × bachtschisaraensis Vl. Nikit. nothosp. nov. (Sect. *Trigonocarpea*, subsect. *Rosulantes* × Sect. *Viola*; *V. dehnhardtii* Tenore × *V. sieheana* W. Becker). — Фиалка бахчисарайская.

Plantae perennes caulibus ascendentibus et procumbentibus 15—30 cm lg. Laminae foliorum radicalium rotundato- vel ovato-cordatae, basi sat profunde cordatae, apice inattenuatae, forma laminis foliorum *V. dehnhardtii* similes. Laminae foliorum superiorum triangulari-ovatae, basi late et non profunde cordatae, apice subattenuatae, laminis foliorum *V. sieheanae* magis conformes. Stipulae foliorum inferiorum triangulares, margine longe fimbriatae, virides, eis *V. dehnhardtii* imitantes sed magis latae. Stipulae foliorum superioriorum late lanceolatae, virides, longe fimbriatae, eis *V. sieheanae* similes. Ramuli foliosi erecti in axillis foliorum inferioriorum im parte caulis procumbente dispositi.

Typus: «Tauria, circa. opp. Bachtschisarai, supra pag. Sokolinoje, *h* = 800 m s. m., 12 IV 1989, № 333, I. Leviczew et al.» (LE).

Многолетнее растение с восходящими и полегающими стеблями 15—30 см выс. Листовые пластинки прикорневых листьев округло- или яйцевидно-сердцевидные, в основании довольно глубокосердцевидные, на верхушке неоттянутые, напоминающие по форме листовые пластинки *V. dehnhardtii*. Листовые пластинки верхних листьев более напоминают листовые пластинки *V. sieheana* — они треугольно-яйцевидные, в основании неглубоко- и широкосердцевидные, на верхушке слегка оттянутые. Прилистники нижних листьев треугольные, по краю узко длиннобахромчатые, зеленые, напоминающие прилистники *V. dehnhardtii*, но более широкие. Прилистники верх-

них листьев зеленые, широколанцетные, длиннобахромчатые, похожие на прилистники *V. sieheana*. В пазухах нижних листьев, находящихся в полегающей части стебля, располагаются прямостоячие облиственные побеги.

Тип: «Крым, бл. г. Бахчисарай, выше п. Соколиное, *h* = 800 м над ур. м., 12 IV 1989, № 333, И. Левичев и др.» (LE).

Вост. Европа: К. — В широколиственном лесу. — Общ. распр.: известен только из типового местонахождения.

Viola × matczkasensis Vl. Nikit. nothosp. nov. (Sect. *Mirabiles* × Sect. *Viola*; *V. collina* Besser × *V. mirabilis* L.). — Фиалка мачкасская.

Plantae perennes, 10—50 cm alt., complete steriles, caulescentes vel acaules.

Typus: «Respublica autonoma Mordovica, distr. Czamzinsky, prope pag. Sabur-Maczkasy, nemus in summitate collis, 21 VI 1983, V. N. Tikhomirov, Vl. Nikitin» (LE).

Многолетние стерильные растения 10—50 см выс. с облиственным стеблем или без него.

Тип: «Мордовская АССР, Чамзинский р-н, бл. д. Сабур-Мачкасы, дубрава на вершине холма, 21 VI 1983, В. Н. Тихомиров, Вл. Никитин» (LE).

Этот нотовид, так же как и *V. rupestriformis*, разделен на 2 нотоподвида, так как в соответствии с требованием статьи H.4.1. «Международного кодекса ботанической номенклатуры» гибрид между одной парой родительских видов может иметь одно законное название, хотя различия между описываемыми далее *V.* × *matczkasensis* Vl. Nikit. nothosubsp. *matczkasensis* и *V.* × *matczkasensis* Vl. Nikit. nothosubsp. *saburensis* сопоставимы с различиями, существующими между секциями подрода *Viola*.

a. *Viola* × *matczkasensis* Vl. Nikit. nothosubsp. *matczkasensis*. — Фиалка мачкасская.

Многолетние, совершенно стерильные растения с сильно выраженным эффектом гетерозиса, немногочисленными прикорневыми листьями и необычно многочисленными (20—50), восходящими стеблями, 35—50 см дл., образующими мощные, густые куртины. Корневище темно-бурое, 3—8 мм толщ., на верхушке покрытое темно-бурыми чешуевидными листьями. Листовые пластинки округло- или почковидно-сердцевидные. Большая часть листьев скучена на верхушке стебля, и лишь один лист располагается в его средней части.

Тип: тип названия нотовида *V.* × *matczkasensis* Vl. Nikit.

Родство. Форма листовых пластинок и их положение вдоль стебля сходны с *V. mirabilis*. От этого вида гибрид отличается менее интенсивно окрашенными бурыми пятнами на поверхности листовых пластинок, меньшим числом розеточных листьев, более мощным развитием вегетативных частей растения, а также тем, что розеточные листья хазмогамные, верхушечные — клейстогамные, цветки бесплодные.

Вост. Европа: Центр. (Волж.-Дон.). — В широколиственном лесу. — Общ. распр.: известен только из типового местонахождения.

Более похож на *V. mirabilis*.

b. **Viola × matczkasensis Vl. Nikit. nothosubsp. saburensis Vl. Nikit. nothosubsp. nov.** (*V.* × *saburensis* Vl. Nikit. h. l. nom. illegit.). — Фиалка сабурская.

Plantae perennes, rosulatae, complete steriles, 10—22 cm alt. Rhizomata lucide fusca, ascendentia, interdum subplagiotropia. Laminae foliorum rotundato-, ovato- vel reniformi-cordatae, apice acutae, attenuato-acuminatae vel sinuatae, interdum irregulares, asymmetricae, frequenter dilute fusco maculatae. Fructus et flores cleistogami, sed probabiliter chasmogamii desunt.

Typus: «Respublica autonoma Mordovica, distr. Czamzinsky, prope pag. Sabur-Maczkasy, nemus in summitate collis, 21 VI 1983, V. N. Tikhomirov, Vl. Nikitin» (LE, cum isotypo).

Многолетние, розеточные, совершенно стерильные растения 10—22 см выс. Корневища светло-бурые, восходящие, иногда почти плагиотропные. Листовые пластинки округло-, яйцевидно- или почковидно-сердцевидные; на верхушке острые, оттянуто заостренные или выемчатые; иногда неправильной, асимметричной формы; часто покрывающиеся светло-бурыми пятнами. Плоды и клейстогамные, а возможно, и хазмогамные; цветки отсутствуют.

Тип: «Мордовская АССР, Чамзинский р-н, бл. д. Сабур-Мачкасы, дубрава на вершине холма, 21 VI 1983, В. Н. Тихомиров, Вл. Никитин» (LE, с изотипом).

Вост. Европа: Центр. (Волж.-Дон.). — В широколиственном лесу. — Общ. распр.: известен только из типового местонахождения.

Более похож на *V. collina*.

Viola × viatkensis Vl. Nikit. nothosp. nov. (Sect. *Trigonocarpea*, subsect. *Arosulatae* × Sect. *Adnatae*; *V. canina* L. × *V. selkirkii* Pursh ex Goldie). — Фиалка вятская.

Plantae perennes, ut videtur complete steriles, molles, 5—14 cm alt., caulibus foliosis, foliis radicalibus solitariis. Rhizoma fuscens, erectum ascendensve, ca. 1 mm crassum.

Caules solitarii, erecti, tenues, minus 1 mm crassi. Stipulae anguste lanceolatae, 5—10 mm lg., 0.5—1.5 mm lt., margine denticulatae. Laminae foliorum triangulari-cordatae, basi non profunde et late cordatae, margine crenulato-denticulatae, 1.5—3.5 cm lg., tenues, molles. Capsulae abortientes in pedicellis brevibus, 0.5—1.5 petioli foliis tegentibus suorum longitudinis aequantes dispositae interdum formantur. (Vide fig., *3*).

Typus: «Prov. Vologda, distr. Ust-Sysolsk, in vicinitate Kortkeros, Piceetum prope pag. Podtykerosch, 1 VIII 1909, № 4333, A. Andreev» (LE).

Многолетние, по-видимому, совершенно стерильные, нежные растения, 5—14 см выс., с облиственными стеблями и одиночными розеточными листьями. Корневище буроватое, вертикальное или восходящее, около 1 мм толщ. Стебли одиночные, прямостоячие, тонкие, менее 1 мм толщ. Прилистники узколанцетные, 0.5—1.5 мм шир. и 5—10 мм дл., по краю мелкозубчатые. Листовые пластинки треугольно-сердцевидные, в основании неглубоко- и широкосердцевидные, по краю мелкогородчато-зубчатые, 1.5—3.5 см дл., 1.5—2 см шир., тонкие, нежные. Иногда образуются недоразвитые коробочки, располагающиеся на коротких цветоножках, равных 0.5—1.5 длины черешка их кроющего листа. (См. рисунок, *3*).

Тип: «Вологодск. губ., Усть-Сысольск. у., Корткерос вол., еловый лес у с. Подтыкерош, 1 VIII 1909, № 4333, А. Андреев» (LE).

Паратипы (paratypi). Вятская губ., Халтуринский уезд, пойма прав. бер. р. Вятки между оз. Денисовым и с. Истобенским, Agrostisetum caninae, 19 VII 1928, № 2482, А. Домнин, Л. Колокольников (LE); Вятская губ., Халтуринский уезд, пойма лев. бер. р. Вятки между оз. Денисовым и с. Истобенским, Agrostisetum caninae, 15 VII 1928, № 2317, А. Домнин, А. Д. Фокин (LE).

Вост. Европа: Сев.; Центр. (Лад.-Ильм., Верх.-Волж., Волж.-Кам.). — В хвойных и смешанных лесах, иногда на скалах. — Общ. распр.: Зап. и Вост. Сиб.

Автор выражает благодарность И. А. Грудзинской за всестороннюю помощь и поддержку при выполнении этой работы.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 98-04-49700).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Клоков М. В. Подрод 4. *Melanium* Kupffer // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 15. С. 452—479, 683—689.

Никитин В. В. Система рода *Viola* (*Violaceae*) флоры Восточной Европы и Кавказа // Бот. журн. 1998а. Т. 83. № 3. С. 123—137.

Никитин В. В. Фиалки (*Viola* L. — *Violaceae* Batsch) флоры Кавказа // Новости сист. высш. раст. 1998б. Т. 31. С. 202—231.

Флора европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. 404 с.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений северо-западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области) / Санкт-Петербургская государственная химико-фармацевтическая академия. СПб., 2000. 781 с.

Юзепчук С. В. Сем. CVII. Фиалковые — *Violaceae* Juss. // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 15. С. 350—452, 681—683.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 14 V 1997

SUMMARY

Results of many year investigations of East Europaen violets are summarised. 12 new nothospecies, five nothosubspecies and two hybrid forms are described. One new name is given (instead of the late homonym). The rank of three taxa (*Viola canina* L. subsp. *contracta* (Vl. Nikit.) Vl. Nikit., *Viola nemoralis* Kütz. subsp. *abbreviata* (Vl. Nikit.) Vl. Nikit. and *Viola litoralis* Spreng. subsp. *litvinovii* (Vl. Nikit.) Vl. Nikit. is changed to the subspecific rank for the first time. Practical recommendations for the determination of natural violet nothospecies are given.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9

© А. Ю. Доронина

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ НА КАРЕЛЬСКОМ ПЕРЕШЕЙКЕ (ЛЕНИНГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

A. J. DORONINA. THE FLORISTIC FINDINGS IN KARELIAN ISTHMUS (LENINGRAD REGION)

Приведены новые местонахождения 12 редких видов, обнаруженных на территории Карельского перешейка.

Ключевые слова: флора, Карельский перешеек, редкие виды.

При исследовании флоры Карельского перешейка было выявлено немало местонахождений редких видов, а также видов, новых для северо-запада европейской части России и Карельского перешейка (Доронина, 1997). Ниже приведены новые местонахождения некоторых редких видов растений. Собранные гербарные экземпляры хранятся в гербарии кафедры ботаники Санкт-Петербургского государственного университета (СПбГУ). Названия видов и их синонимы приведены по сводке С. К. Черепанова (1995).

Potamogeton pusillus L. (*P. panormitanus* Biv.-Bern.). Окрестности пос. Первомайское, прибрежный участок пруда, 2 VII 1997. Редкое растение стоячих и медленно текущих водоемов; встречается также по берегам Финского залива.

Hierochloë hirta (Schrank) Borb. (*H. odorata* (L.) Beauv. subsp. *hirta* (Schrank) Tzvel.). Пос. Сосново, опушка смешанного леса у станции, 7 VII 1996. Редкое растение, на Карельском перешейке известно из Кексгольма (ныне Приозерск) (сборы R. Regel) и южнее ж.-д. ст. Лемболово (сборы Ю. Д. Гусева). Этот вид имеет родство с обычными в Ленинградской обл. видами — *Hierochloë arctica* C. Presl и *H. baltica* (G. Weimarck) Czer. (Цвелёв, Носкова, 1996).

Veratrum lobelianum Bernh. Окрестности д. Ландышевка, широколиственный лес (образован орешником, дубом, вязом, кленом, липой, ясенем) на берегу Финского залива, по берегам ручья, впадающего в залив, вместе с *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., 21 VII 1999. В травяном ярусе здесь отмечено много неморальных видов (*Millium effusum* L., *Poa nemoralis* L., *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Actaea spicata* L., *Hepatica nobilis* Mill., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Mercurialis perennis* L., *Campanula latifolia* L.). Возможно, что *Veratrum lobelianum* является интродуцентом, а широколиственный лес — бывшим парком. Об этом свидетельствует находка *Luzula luzuloides* (Lam.) Dandy et Wilmott и *Lilium martagon* L. — растений старых парков, а также интродуцированных кустарников — *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch и *Rhamnus cathartica* L.

Polygonum boreale (Lange) Small (*P. aviculare* L. var. *boreale* Lange). Окрестности ж.-д. ст. Сосново, обочина шоссе недалеко от ж.-д. моста, 12 VII 1998; окрестности д. Овраги, обочина дороги в поле, 6 VII 1998; окрестности ж.-д. ст. Васкелово, обочина дороги в садоводстве (к востоку от железной дороги), 25 VII 1998. Для северо-запада европейской части России указывается также в окрестностях Санкт-Петербурга, Петрокрепости (Цвелёв, 1996) и на островах Финского залива (LE).

Potentilla supina L. Окрестности ж.-д. ст. Васкелово, ж.-д. насыпь у моста через разлив р. Грузинки, 7 VII 1996. Ранее на северо-западе этот вид был известен только с о-ва Котлин (LE).

Alchemilla xanthochlora Rothm. (*A. vulgaris* L. subsp. *xanthochlora* (Rothm.) A. Bolos et Vigo). Окрестности оз. Мичуринского, луг у дороги, 7 VI 1996. Для России указывается лишь для парка Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН в Санкт-Петербурге (Юзепчук, 1961) и Себежского флористического района Псковской обл. (Определитель..., 1981), однако гербарных материалов по этому виду с территории Северо-Запада ни в LE, ни в гербарии кафедры ботаники СПбГУ не обнаружено.

Oxytropis sordida (Willd.) Pers. На перекрестке дорог на пос. Мичуринское и на г. Выборг (вдоль южного берега р. Вуоксы), в 8 км от Мичуринского, 15 VII 1998. Следует заметить, что этот очень редкий вид, на территории Северо-Запада встречающийся лишь в сосновых борах на камах и озах, проявляет тенденцию к расселению вдоль песчаных обочин дорог в окрестностях ж.-д. станций Орехово и Платформа 67-й км (Доронина, 1997) и на Мичуринской гряде (Василевич, 1992; Доронина, 1997).

Lathyrus tuberosus L. Ж.-д. насыпь между ж.-д. станциями Петяярви и Платформа 78-й км., 26 VII 1997; окрестности пос. Петровское, правая обочина автомобильной дороги у южного берега оз. Петровского, 8 VII 1998. На северо-западе России *L. tuberosus* — редкое растение нарушенных местообитаний. В Ленинградской обл. этот вид, возможно, впервые был найден в 1914 г. на ж.-д. насыпи в окрестностях г. Гатчины (сборы Серпухова).

Empetrum hermaphroditum Hagerup. Примерно в 20 км к югу от д. Ермилово (окр. г. Приморска) по берегу Финского залива, на дюнах, 27 VII 1999. Редкий вид, в Ленинградской обл. отмечен на островах Финского залива (Цвелёв, 2000) и в окр. г. Приозерска (LE).

Conium maculatum L. Пос. Мичуринское, обочина дороги, 1 VII 1998; окрестности д. Снегиревки, край поля у дороги к д. Замостье, 12 VII 1998; окрестности г. Светогорска, правый берег р. Вуоксы, у свалки мусора, 3 VII 1999. Редкое растение нарушенных местообитаний, встречающееся около жилищ, на сорных местах и по краям полей.

Armeria vulgaris Willd. Песчаный склон ж.-д. насыпи между ж.-д. станциями Советский и Прибылово (железная дорога Приморск—Выборг), 21 VII 1999. Не менее 20 хорошо развитых экземпляров. Очень редкое растение сосновых боров, морских и озерных дюн; в России известно не более 15 местонахождений (Гельтман, 1988).

Datura stramonium L. Окрестности д. Ягодное, свалка мусора у линии электропередач, 18 VII 1998; обочина дороги между д. Нюнемяки и ж.-д. ст. Грузино, 25 VII 1998. Встречается на огородах и на мусорных местах. Для Карельского перешейка указывается впервые.

Автор благодарит Н. Н. Цвелёва и Р. В. Камелина за помощь в определении растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевич В. И. Памятник природы «Мичуринская гряда» // Очерки растительности особо охраняемых территорий Ленинградской области. Л., 1992. С. 97—106.

Гельтман Д. В. Армерия обыкновенная // Красная книга РСФСР. М., 1988. С. 347—348.

Доронина А. Ю. Новые и редкие виды цветковых растений для территории северо-запада европейской части России и Карельского перешейка // Вестн. СПбГУ. 1997. Вып. 4. (№ 24). С. 114—117.

Определитель высших растений северо-запада европейской части СССР (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). Л., 1981. 376 с.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений северо-западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.

Цвелёв Н. Н. Род *Polygonum* L. // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 143.
Цвелёв Н. Н., Носкова М. Г. Флористические находки на острове Нерва и других островах восточной части Финского залива // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 4. С. 100.
Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.
Юзепчук С. В. Род *Alchemilla* L. // Флора Ленинградской области. Л., 1961. Т. 3. С. 56.

Санкт-Петербургский государствеиный университет

Получеио 5 II 1999

SUMMARY

New data on the distribution of 12 rare plant species in Karelian Isthmus (Leningrad region) are presented.

УДК 582.912.48

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 1

© **М. Г. Напреенко**

О РАСПРОСТРАНЕНИИ *ERICA TETRALIX* (*ERICACEAE*) В КАЛИНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

M. G. NAPREENKO. ON THE DISTRIBUTION OF *ERICA TETRALIX* (*ERICACEAE*) IN THE KALININGRAD REGION (EUROPEAN RUSSIA)

Приведеиы сведения о местоиахождеиии иа территории Калииииградской обл. редкого вида *Erica tetralix*, встречаемости вида в сопредельиых региоиах, а также о распростраиеиии его в довоеииое время иа той части территории Восточиой Пруссии, которая иыие отиосится к Калииииградской обл. Описаиы условия произрастания в иыиешием месте обитаиия.
Ключевые слова: *Erica tetralix*, Калииииградская обл., Россия, охраиа.

Erica tetralix L.[1] — крайне редкий вид на территории Восточной Европы, поскольку находится здесь на восточной границе своего распространения, причем в виде отдельных местонахождений, изолированных от основного ареала, расположенного в океанической области Западной и Северной Европы (Пояркова, 1952; Webb, Rix, 1972). Вид включен в «Красную книгу СССР» (1984), а также в ряд региональных красных книг (Красная книга Латвийской ССР, 1985; Lietuvos raudonoji knyga, 1992; Red Data Book..., 1993).

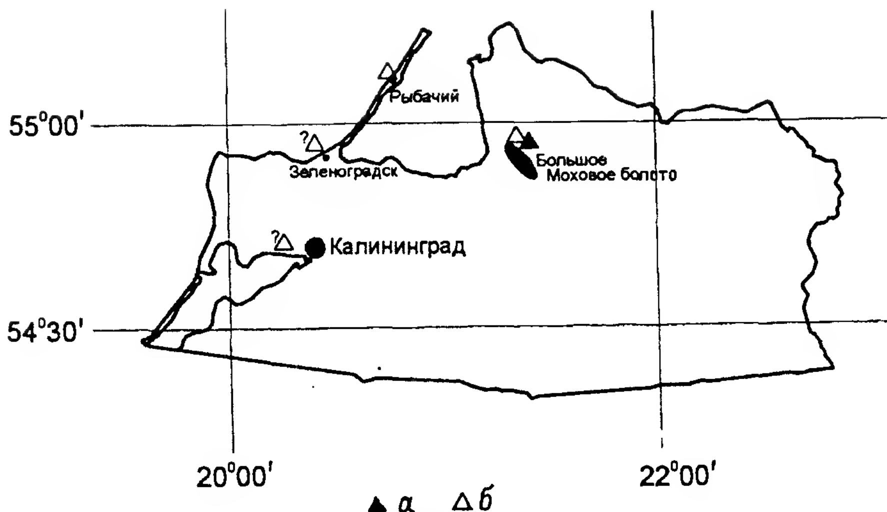
На территории бывшего СССР *E. tetralix* долгое время был известен только в Латвии, в районе Приморской низменности (Пояркова, 1952; Флора..., 1974). В 1975 г. этот вид был найден в Литве, на литовской части Куршской косы (Purvinas, 1976). Таким образом, во «Флоре европейской части СССР» (1981) и «Красной книге СССР» (1984) значились только местонахождения из Латвии и Литвы.

В августе 1999 г. в Калининградской обл. в ходе ботанических исследований на Большом Моховом болоте в Славском р-не (в 9 км к востоку от побережья Куршского залива) было обнаружено еще одно место произрастания *E. tetralix* в Прибалтике на территории России: «Калининградская обл., Славский р-н, Большое моховое болото, открытый верещатник на северной окраине болота, восстанавливающийся после пожара 1994 года; 15 VIII 1999, М. Напреенко», (LE). (См. рисунок).

Ранее *E. tetralix* указывался в немецких литературных источниках для территории Восточной Пруссии, ныне относящейся к Калининградской обл. (Abromeit et al.,

---

[1] Латиискне иазваиия сосудистых растеиий даиы по сводке С. К. Черепаиова (1995), мохообразиых — согласио аииотироваииому списку М. С. Игнатова и О. М. Афоииной (1992), лишайииков — по работе Н. С. Голубковой с соавт. (1978).



Местонахождения *Erica tetralix* на территории Калининградской обл.
а — собственные сборы (1999 г.), *б* — литературные данные немецких ботаников до 1945 г.

1903; Steffen, 1940; Paul, 1944, 1953), однако до настоящего времени отсутствовали какие-либо гербарные сборы, подтверждающие эти указания. В работе J. Abromeit (1903), наиболее полном и авторитетном издании по флоре Пруссии, для территории Восточной Пруссии на основании более ранних литературных данных (1865 и 1867 гг.) приведены 2 местонахождения *E. tetralix*: в окрестностях г. Cranz (ныне г. Зеленоградск) и в Капорншской Пуще (ныне лес Городской) близ пос. Moditten (ныне пос. А. Космодемьянского на западной окраине г. Калининграда). Однако сам Abromeit сомневался в правильности сделанных ранее определений, указывая, что за *E. tetralix* были, очевидно, приняты стерильные ветки *Empetrum nigrum* L.[2]

Впоследствии вплоть до 1940 г. в немецкой ботанической литературе данные об *E. tetralix* на территории Восточной Пруссии отсутствовали. Ближайшие точно известные в то время местонахождения этого вида были указаны (в довольно большом числе) только в Западной Пруссии (Abromeit et al., 1903), где и проходит восточная граница основного ареала *E. tetralix* (Пояркова, 1952), — на Хельской косе и в округах Neustadt и Karthaus (ныне Гданьское воеводство Польши), т. е. даже не доходили до Вислы, что значительно западнее нынешней территории Калининградской обл.

Позднее *E. tetralix* был указан для территории Восточной Пруссии в работе H. Steffen (1940) и в работах K. Paul (1944, 1953). Оба автора сообщали, что вид известен в Восточной Пруссии с Большого Мохового болота (Großes Moosbruch) в районе Куршской низменности (Kurische Niederung), однако точное место и время сбора, коллектор, обилие указаны не были. По-видимому, эти сведения были приведены на основании чьих-то более ранних литературных данных, нами не найденных и, возможно, опубликованных в малоизвестных изданиях того времени.

Стоит при этом отметить, что на Большом Моховом болоте в 1910—1920-х гг. немецкими ботаниками проводились довольно интенсивные исследования флоры (Gross, 1912; Wangerin, 1918; Reimers, Hueck, 1934). Тем не менее вид *E. tetralix* не был найден, хотя W. Wangerin в период полевых сезонов 1913—1916 гг. подробно исследовал большинство кварталов и участков данной болотной системы. Вполне

[2] Эта информация дана в работе Е. Г. Победимовой (1955) по флоре Калининградской обл. *Erica tetralix* на основании данных Abromeit (1903) был включен Победимовой в список растений Калининградской обл., однако во «Флоре европейской части СССР» (1981) этот вид для области указан не был.

возможно, что *E. tetralix* был занесен на Большое Моховое болото естественным путем позднее.

Paul (1944) на территории Восточной Пруссии указал еще одно местонахождение *E. tetralix* — на Куршской косе (Kurische Nehrung) в окрестностях пос. Rossiten (ныне пгт Рыбачий), обнаруженное в 1940 г., а после вновь отмеченное там же в 1943 г. Здесь были найдены 2 куртины *E. tetralix*, произраставшие в междюнном понижении вместе с *Salix repens* L.

Таким образом, к середине столетия на территории Восточной Пруссии, ныне относящейся к Калининградской обл., были точно известны 2 узколокальных местонахождения *E. tetralix*: на Большом Моховом болоте (Steffen, 1940; Paul, 1944) и на Куршской косе (Paul, 1944, 1953).

В настоящее время удалось подтвердить произрастание *E. tetralix* только на Большом Моховом болоте (см. рисунок). Данный вид встречается здесь на северной окраине болота, на участке площадью в несколько десятков гектар, представляющем открытый верещатник. В 1994 г. участок подвергся пожару, и сейчас там происходит восстановление растительного покрова, в котором господствует *Calluna vulgaris* (L.) Hull; небольшое участие в сложении травяно-кустарничкового яруса принимают также *Eriophorum vaginatum* L., *Rhynchospora alba* (L.) Vahl, *Andromeda polifolia* L.; мохово-лишайниковый покров восстанавливается медленнее и развит слабее, его составляют в основном *Sphagnum tenellum* (Brid.) Perss. ex Brid., *S. rubellum* Wils., *S. magellanicum* Brid., с отдельными вкраплениями *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. и *Cladonia chlorophaea* (Flk.) Spreng. Участие *Erica tetralix* в данном сообществе в целом небольшое: 3—7 % от общего проективного покрытия, но местами вид произрастает довольно обильно, доминируя (до 70 % от общего покрытия) на относительно крупных площадях (0.5—1.5 га), вытесняя *Calluna vulgaris*. Во время проведения исследований бóльшая часть растений *E. tetralix* находилась в цветущем и плодоносящем состоянии.

Учитывая хорошее возобновление *E. tetralix* на территории, нарушенной пожаром, можно оценить состояние ценопопуляции данного вида на Большом Моховом болоте как устойчивое.

Местонахождение *E. tetralix* на Куршской косе, указанное Paul (1944, 1953), современными находками не подтверждено, однако произрастание этого вида на Куршской косе не исключено, что подтверждает находка его на литовской части Куршской косы, близ пос. Первалка (Purvinas, 1976; Lietuvos..., 1992).

Оторванность мест произрастания *E. tetralix* в Калининградской обл., а также в Латвии и Литве от зоны массового распространения данного вида, восточная граница которой проходит к западу от Вислы, заставляет рассматривать эти местонахождения как восточные форпосты основного ареала *E. tetralix* в Европе, на что указывал еще Paul (1944). Стоит отметить, что *E. tetralix* в данном районе произрастает исключительно на приморских территориях, отличающихся более влажным и мягким климатом, чем в целом по региону Прибалтики.

Территории, где был отмечен вид, в настоящее время имеют статус охраняемых: Куршская коса является национальным парком, а Большое Моховое болото входит в состав комплексного заказника «Громовский», тем не менее целесообразно выделение территории Большого Мохового болота в заповедный участок заказника для более надежной охраны *E. tetralix*; рекомендации об этом переданы в областной комитет по экологии и природным ресурсам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубкова Н. С., Савич В. П., Трасс Х. Х. Определитель лишайников СССР. Кладониевые — Акароспоровые. Л., 1978. Вып. 5. 303 с.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1 (1-2). С. 1—85.

Красная книга Латвийской ССР / Отв. ред. Г. Н. Андрушайтис. Рига, 1985. 526 с.

Красная книга СССР / Отв. ред. А. М. Бородин. М., 1984. Т. 2. 478 с.
Победимова Е. Г. Состав, распространение по районам и хозяйственное значение флоры Калининградской области // Тр. БИН АН СССР. М.; Л., 1955. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 10. С. 225—329.
Пояркова А. И. Род *Erica* L. // Флора СССР. М.; Л., 1952. Т. 18. С. 89—92.
Флора европейекой чаети СССР. Л., 1981. Т. 5. 378 е.
Флора и раетительность Латвийской ССР. Приморекая низменность / Отв. ред. Л. В. Табака. Рига, 1974. 142 е.
Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 990 с.
Abromeit J., Jentzsch A., Vogel G. Flora von Ost- und Westpreußen. Berlin, 1903. H. 2. T. 1. Bogen 26—43.
Gross H. Ostpreußens Moore mit besonderer Berücksichtigung ihrer Vegetation // Schriften der phys.-ökon. Gesellsehaft zu Königsberg i. Pr., 1912. B. 53. S. 183—268.
Lietuvos raudonoji knyga. Vilnius, 1992. 364 p.
Paul K. H. Morphologie und Vegetation der Kurischen Nehrung // Nova acta Leopoldina (Abh. der deuteh. Akad. der Naturforscher zu Halle). Leipzig, 1944. Bd 13. N 96. 378 S.
Paul K. H. Morphologie und Vegetation der Kurischen Nehrung // Nova acta Leopoldina (Abh. der deutch. Akad. der Naturforscher zu Halle). Leipzig, 1953. Bd 16. N 113. 378 S.
Purvinas E. Ericales // Lietuvos TSR flora. Vilnius, 1976. T. 5. P. 98—133.
Red Data Book of the Baltic Region. Pt 1. Lists of threatened vascular plants and vertebrates / T. Inglog, R. Andersson, M. Tjernberg. Uppsala, 1993. 95 p.
Reimers H., Hueck K. Vegetationsstudien auf lithauischen und ostpreußisehen Hochmooren // Beitr. z. Natur-u. Kulturgesch. Lithauens, Suppl. Abh. Bayer. Akad. Münehen, 1929.
Steffen H. Flora von Ostpreußen. Königsberg, 1940. 319 S.
Wangerin W. Untersuchungen der Vegetationsverhältnisse des Großen Moosbruehs // Sehriften der phys.-ökon. Gesellschaft zu Königsberg i. Pr., 1918. B. 59. S. 65—87.
Webb D. A., Rix E. M. Erica L. In: Flora Europaea. Cambridge, 1972. Vol. 3. P. 5—8.

Калиниинградский государствеиный университет Получеио 3 XII 1999

SUMMARY

The data on the location of *Erica tetralix* L., which is a very rare species listed in the Red Data Book of the USSR are reported for the territory of Kaliningrad region of Russia. The information about its eontemporary distribution in the adjaeent regions as well as the data on its pre-war loeation in the part of the territory of former East Prussia are presented. The growing conditions in the contemporary habitat are described.

УДК 581.9(571.13) Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 1

© Б. Ф. Свириденко, Р. Г. Зарипов, И. В. Бекишева, Т. В. Свириденко

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В ОМСКОЙ ОБЛАСТИ

B. F. SVIRIDENKO, R. G. ZARIPOV, I. V. BEKISCHEVA, T. V. SVIRIDENKO. FLORISTIC FINDINGS IN THE OMSK REGION

Приведеиы иовые даииые о местоиахождеииях 22 видов, редких или обиаружеииых у грaииц осиовиой области распространеиия. 3 вида впервые отмечены иа территории Сибири, 1 — в Западиой Сибири, 6 — в Омской обл.
Ключевые слова: флора, Омская обл.

В ходе ботанических исследований, проведенных кафедрой ботаники Омского государственного педагогического университета (ОмГПУ) в 1991—1998 гг. на территории Омской обл., были получены новые сведения о распространении некоторых

редких и слабо изученных видов растений. Основное внимание уделялось охраняемым видам, занесенным в «Красную книгу СССР» (1985) и в список растений, требующих охраны в Сибири (Редкие..., 1981). В приводимых материалах названия таксонов даны с учетом сводки С. К. Черепанова (1995) и расположены в алфавитном порядке. Все находки сделаны авторами сообщения.

Actaea spicata L. Тевризский р-н, в 3 км юго-западнее пос. Ташетканы, липово-березово-еловый разнотравный лес, 16 VIII 1998. В Сибири *A. spicata* является реликтом плиоценовых широколиственных лесов (Крылов, 1931; Шишкинский, 1937). Ранее образцы *A. spicata* из Омской обл. не были известны (Фризен, 1993), хотя в конспекте флоры, составленном И. А. Плотниковым (1992), этот вид указан.

Adonis villosa Ledeb. Любинский р-н, в 10 км юго-восточнее пос. Любинский, остепненный злаково-разнотравный луг по краю березового леса, 24 V 1998. Наиболее северное местонахождение из известных.

Anemonidium dichotomum (L.) Holub. Омский р-н, окрестности пос. Красноярка, северный склон долины р. Иртыш, березовый орляково-разнотравный лес, 5 VI 1998. Южный предел распространения вида в Омской обл.

Astragalus consanguineus Bong. et C. A. Mey. Полтавский р-н, в 8 км северо-восточнее пос. Платово, южный склон Аминской балки, разнотравно-типчаково-ковыльная степь, 7 VI 1994. Вид впервые отмечен в Сибири.

Centaurea adpressa Ledeb. Большереченский р-н, левобережье р. Бызовка в нижнем течении, луговая разнотравно-ковыльная степь, 13 VIII 1998. Данное местонахождение является самым северным в Омской обл.

Centaurium pulchellum (Sw.) Druce. Омский р-н, окрестности пос. Новая Станица, долина р. Иртыш, сырой клубнекамышово-ситниковый луг, 5 VIII 1998. Вид известен в прилегающих к Омской обл. районах Казахстана (Семиотрочева, 1964), но для Сибири ранее не приводился (Гроссгейм, 1952; Зуев, 1997).

Cypripedium guttatum Sw. Омский р-н, окрестности пос. Красноярка, березовый разнотравный лес по северному склону долины р. Иртыш, 5 VI 1998. Самое южное местонахождение в Омской обл.

Delphinium laxiflorum DC. Большереченский р-н, долина р. Бызовка в среднем течении, луговая степь по левобережному южному склону, 13 VIII 1998, там же, северный правобережный склон, остепненный луг, 14 VIII 1998. Вид является южносибирским эндемиком (Невский, 1937). В Омской обл. *D. laxiflorum* был известен только из окрестностей Омска (Фризен, 1993).

Ephedra monosperma C. A. Meyer. Нововаршавский р-н, в 6 км западнее пос. Большегривское, ковыльно-типчаковая степь, 12 VI 1995. Этот вид не был известен в Омской обл. ранее (Ханминчун, 1988).

Epipogium aphyllum Sw. Тевризский р-н, в 3 км юго-западнее пос. Ташетканы, еловый осоково-зеленомошный лес, 16 VIII 1998. Редкий, занесенный в «Красную книгу СССР» (1985) вид, распространение которого в Омской обл. изучено очень слабо.

Halocnemum strobilaceum (Pallas) Bieb. Москаленский р-н, окрестности оз. Эбейты, мокрый солончак, 17 VII 1996. Ранее этот вид в Омской обл. не отмечался. Ближайшее местонахождение в Сибири находится в Новосибирской обл. (Ломоносова, 1992).

Hydrilla verticillata (L. fil.) Royle. Омский р-н, окрестности пос. Новая Станица, протока р. Иртыш, глубина 0.1—0.6 м, на илистом грунте среди зарослей рдестов, 27 VII 1998. Ранее этот вид отмечали в 100 км юго-восточнее у пос. Елизаветинка (Тимохина, 1988).

Kalidium foliatum (Pallas) Moq. Черлакский р-н, окрестности пос. Медет, солончак, 21 VII 1996. Ближайшие местонахождения в Сибири известны в Новосибирской обл. и на Алтае (Ломоносова, 1992). Новый вид для Омской обл.

Kuraria sibirica Pallas. Москаленский р-н, в 6 км западнее пос. Гвоздевка, котловина оз. Эбейты, солончаковый луг, 7 VI 1994. В Западной Сибири вид был известен только из окрестностей пос. Кош-Агач на Алтае (Пешкова, 1996).

Paris quadrifolia L. Полтавский р-н, окрестности пос. Платово, березовый травяной лес по северному склону оврага, 16 VII 1996; Омский р-н, окрестности пос. Красноярка, северный склон долины р. Иртыш, березовый орляковый лес, 5 VI 1998. Этот вид обычен в лесной части Омской обл. Новые местонахождения расположены на юге лесостепи и значительно удалены от основного ареала.

Pteridium aquilinum (L.) Kuhn. Омский р-н, окрестности пос. Красноярка, правобережный северный склон долины р. Иртыш, березовый орляковый лес, 5 VI 1998. Это местонахождение в лесостепи расположено значительно южнее границы основного ареала вида, обычного в лесной зоне Омской обл.

Sagittaria trifolia L. Омский р-н, окрестности пос. Новая Станица, протока р. Иртыш, глубина 0.1 м, на илистом грунте, сусаково-стрелолистовый фитоценоз, 1 VIII 1998; Нововаршавский р-н, р. Иртыш, в 2 км восточнее пос. Сибирское, на песчано-глинистом аллювии, клубнекамышово-сусаковый фитоценоз, 5 VIII 1998. В Западной Сибири *S. trifolia* ранее не был известен (Тимохина, 1988).

Scirpus ehrenbergii Boeck. Омский р-н, окрестности пос. Новая Станица, берег острова на р. Иртыш, на песчано-глинистом аллювии; клубнекамышово-стрелолистово-сусаковый фитоценоз, 2 VIII 1998; Нововаршавский р-н, протока Старый Иртыш, в 3 км юго-восточнее пос. Сибирское, на песчано-глинистом аллювии, клубнекамышово-сусаковый фитоценоз, 5 VIII 1998. *S. ehrenbergii* является новым для Сибири видом, изредка встречающимся также в прилегающих к Омской обл. районах Казахстана (Доброхотова с соавт., 1982).

Sedum aizoon L. Знаменский р-н, долина р. Большой Нягов в нижнем течении, остепненный злаково-разнотравный луг по обрывистому склону, 17 VIII 1998. В Омской обл. вид был известен из окрестностей г. Тара (Пешкова, 1994). Новое местонахождение ограничивает западное распространение видов в Сибири.

Tanacetum millefolium (L.) Tzvelev. Полтавский р-н, в 6 км северо-восточнее пос. Платово, типчаково-ковыльная степь, 8 VI 1994; Нововаршавский р-н, в 6 км западнее пос. Большегривское, ковыльно-типчаковая степь, 12 VI 1995. В Омской обл. вид обнаружен впервые.

Verbascum lychnitis L. Омск, вдоль ж.-д. насыпи, 14 VII 1991; там же, пустырь, группировка сорных растений, 17 VII 1998; Знаменский р-н, долина р. Большой Нягов в нижнем течении, разнотравно-злаковый луг, 17 VIII 1998. В Омской обл. этот вид ранее не отмечался (Положий, 1996).

Viola tricolor L. Тарский р-н, окрестности пос. Междуречье, разнотравный луг, 14 VI 1993; там же, елово-березовый разнотравно-осоковый лес, 16 VI 1993; там же, злаковый лесной луг, 24 VI 1998. Материалы о распространении вида в Сибири ограничены. В Западной Сибири *V. tricolor* был известен только в Тобольском флористическом районе (Зуев, 1996).

Образцы хранятся на кафедре ботаники ОмГПУ и в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН в Санкт-Петербурге (LE).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гроссгейм А. А. Сем. Горечавковые — *Gentianaceae* // Флора СССР. Т. 18. М.; Л., 1952. С. 525—640.

Доброхотова К. В., Ролдугин И. И., Доброхотова О. В. Водные растения. Алма-Ата, 1982. 192 с.

Зуев В. В. Семейство *Violaceae* — Фиалковые // Флора Сибири. Т. 10. Новосибирск, 1996. С. 82—101.

Зуев В. В. Семейство *Gentianaceae* — Горечавковые // Флора Сибири. Т. 11. Новосибирск, 1997. С. 56—85.

Красная книга СССР. М., 1985. Т. 2. 479 с.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Т. 5. Томск. 1931. С. 983—1230.

Ломоносова М. Н. Семейство *Chenopodiaceae* — Маревые // Флора Сибири. Т. 5. Новосибирск, 1992. С. 135—183.

Невский С. А. Род Живокость, или Шпорник — *Delphinium* L. // Флора СССР. Т. 7. М.; Л., 1937. С. 99—183.

Пешкова Г. А. Семейство *Nitrariaceae* — Селитрянковые // Флора Сибири. Т. 10. Новосибирск, 1996. С. 34—35.

Плотников Н. А. Конспект флоры Омской области. Новосибирск, 1992. 76 с.

Положий А. В. Семейство *Scrophulariaceae* — Норичниковые. Род *Verbascum* L. — Коровяк // Флора Сибири. Т. 12. Новосибирск, 1996. С. 14—16.

Редкие и исчезающие виды флоры СССР / Под. ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., 1981. 264 с.

Семиотрочева Л. Н. Сем. Горечавковые — *Gentianaceae* // Флора Казахстана. Т. 7. Алма-Ата, 1964. С. 94—119.

Тимохина С. А. Семейство *Alismataceae* — Частуховые // Флора Сибири. Т. 1. Новосибирск, 1988. С. 111—116.

Тимохина С. А. Семейство *Hydrocharitaceae* — Водокрасовые // Флора Сибири. Т. 1. Новосибирск, 1988. С. 118—119.

Фризен Н. В. Семейство *Ranunculaceae* — Лютиковые. Роды *Caltha—Aconitum* // Флора Сибири. Т. 6. Новосибирск, 1993. С. 101—140.

Ханминчун В. М. Семейство *Ephedraceae* — Эфедровые // Флора Сибири. Т. 1. Новосибирск, 1988. С. 85—86.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Шипчинский Н. В. Род Воронец — *Actaea* L. // Флора СССР. Т. 7. М.; Л., 1937. С. 79—82.

Омский государственный
педагогический университет

Получено 16 III 1999

SUMMARY

New data on location of 22 rare and growing at area boundaries species are given. Three species are mentioned for the first time in Siberia, one — in Western Siberia and 6 — in Omsk region.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 58.002

© Э. С. Терехин, В. О. Романова, К. Вегманн

МЕТОД БИОТЕСТОВ ДЛЯ ВНУТРИВИДОВОЙ ТАКСОНОМИИ *OROBANCHE CERNUA* (*OROBANCHACEAE*)

E. S. TERYOKHIN, V. O. ROMANOVA, K. WEGMANN. METHOD OF BIOTESTS FOR INTRASPECIFIC TAXONOMY OF *OROBANCHE CERNUA* (*OROBANCHACEAE*)

В статье приводятся результаты изучения подвидов и экотипов (географических изолятов) *Orobanche cernua* методом биологического тестирования, основанном на использовании явления донор-зависимого прорастания семян облигатных растений-паразитов. Подтверждено, что *O. cernua* является сорно-паразитным видом и имеет 2 подвида. Экотипы subsp. *cernua* способны паразитировать на культурных растениях из сем. *Asteraceae* (подсолнечник) и *Solanaceae* (томаты). Другой подвид (subsp. *rajahmundrica*) паразитирует исключительно на культурных представителях сем. *Solanaceae* (табак, томаты). Геном каждого экотипа *O. cernua* формируется, вероятно, в связи с историей культурной флоры конкретного региона.

Ключевые слова: таксономия, растения-паразиты, донор-зависимое прорастание, *Orobanche cernua*, метод биологического тестирования.

Метод биологического тестирования (метод биотестов) основан на явлении донор-зависимого прорастания семян облигатно-паразитных цветковых растений. В отличие от автотрофных растений и факультативных паразитов семена облигатных корневых паразитов (*Orobanche*, *Striga* и др.) прорастают лишь под влиянием выделений из корней растений-хозяев. Направление роста проростков также основано на хемотропических, а не геотропических реакциях.

Поскольку таксон растения-хозяина играет важную роль при определении заразиховых, то в непрямой форме результаты наблюдений естественного биологического тестирования присутствуют в большинстве определителей (Новопокровский, Цвелёв, 1958; Chater et al., 1972; Терехин и др., 1993, и др.). Иногда они имеют решающее значение при определении вида заразихи. Так, например, Hess et al. (1972) отметили, что *Orobanche lucorum* A. Br. не отличается от близких видов *O. flava* Mert. и *O. salviae* F. Schultz морфологически константными признаками и поэтому различить их можно только опытами в культуре, т. е. методом биотестов. Метод биотестов широко используется и в селекционной работе при апробировании устойчивых сортов сельскохозяйственных культур, поражаемых тем или другим видом заразиховых, для дифференциации патотипов последних, а также для выявления близкородственных растению-хозяину иммунных или устойчивых видов, используемых в гибридизации. Для реализации метода биотестов в селекционной практике обычно используются искусственно зараженные участки почвы, горшечные культуры и т. д. Степень совместимости паразита и возможного хозяина обычно определяется путем подсчета репродуктивных побегов паразита, появляющихся над поверхностью почвы.

По-видимому, впервые метод биотестов для дифференциации *Orobanche cernua* Loefl. и *O. cumana* Wallr. применил Beck-Mannagetta (1890). Он показал, что эти виды различаются по видовому составу растений-хозяев. Однако круг последних для обоих видов, по его мнению, ограничивается представителями 2 семейств — *Asteraceae* и *Solanaceae*. Позднее Beck-Mannagetta (1930) снизил таксономический ранг вида *O. cumana* Wallr., рассматривая его в качестве одной из вариаций полиморфного вида *O. cernua* Loefl. Изучив гербарный материал и литературные данные, он пришел к

выводу, что вариации *O. cernua* различаются не только по морфологическим признакам и характеру распространения, но и по составу растений-хозяев: *O. cernua* var. *cernua* паразитирует на *Artemisia absinthium* L., *A. gallica* Willd., *A. campestris* L., *Lactuca perennis* L., *Lotus* sp. и *Senecio squalidus* L., var *cumana* — на *Artemisia austriaca* Gacq., *A. monogina* W. K., *A. maritima* L., *Lycopersicon esculentum* Mill., *Nicotiana rustica* L., *Xanthium spinosum* L.; var. *desertorum* — на *Hyoscyamus mutico* L., *Astractylis caespitosa* Desf., *Lycium europaeum* L. и *Polygonum paronychioides* C. A. Mey. Chater et al. (1972) также пришли к заключению, что *Orobanche cernua* Loefl. (которая включает, по их мнению, *O. cumana* Wallr.) паразитирует на видах *Asteraceae* и *Solanaceae*.

Н. Н. Цвелёв (1981), вслед за Soó (1972), разделил *O. cernua* Loefl. на 2 подвида. При этом *O. cernua* subsp. *cernua* паразитирует, по его мнению, исключительно на *Scariola viminea* (L.) F. W. Schmidt, а *O. cernua* subsp. *cumana* (Wallr.) Soó — обычно на полынях и подсолнечнике, реже на других сложноцветных (*Lactuca* L., *Xanthium* L., *Karelinia* Less. и др.), иногда на табаке и помидорах.

Несколько лет назад полевой метод биотестов для таксономии сорных заразиховых (наряду с другими признаками) использовал Joel (1988). По его мнению, *O. cernua* паразитирует в Израиле на томатах, тогда как *O. cumana* — на подсолнечнике. Эти данные подтвердили другие исследователи (Jacobsohn et al., 1991; Jacobsohn, 1994). В своей статье Jacobsohn (1994) отметил, что *O. cumana* иногда может паразитировать и на томатах. Позднее это было подтверждено и в другом исследовании (Katzir et al., 1996).

По данным Parker и Riches (1993), в Эфиопии *O. cernua*, паразитирующая обычно на видах из сем *Solanaceae*, может атаковать и *Xanthium* sp. из сем. *Asteraceae*. Эти авторы не придают таксономической значимости формам *cernua* и *cumana*.

На основе различий в способах вегетативного размножения мы (Teryokhin et al., 1996; Teryokhin, 1997) разделили *O. cernua* Loefl. на 2 подвида subsp. *cernua* и subsp. *rajahmundrica* Teryokh. Различия между этими подвидами были подтверждены результатами исследования микроморфологии семенной кожуры (Romanova et al., 1998). Согласно имеющимся данным, *O. cernua* subsp. *rajahmundrica* паразитирует в Индии из культурных растений на *Nicotiana tabacum* L., *Lycopersicon esculentum* L. и *Solanum melongena* L. (Krishnamurty, 1996; Teryokhin et al., 1996), т. е. исключительно на видах сем. *Solanaceae*.

По наблюдениям Бейлина (1968), *O. cumana* паразитирует в европейской части России на подсолнечнике и томатах, а из диких растений на *Artemisia maritima* L., *A. absinthium* L., *Xanthium strumarium* L. и *Karelinia caspia* (Pall.) Less.

Общий анализ литературных данных показывает, что *O. cernua*, как сорный вид, способен паразитировать как на подсолнечнике (*Asteraceae*), так и на видах культурных растений из сем. *Solanaceae*: табаке, томатах, баклажанах (Kasasian, 1971; Pieterse, 1979; Parker, 1986). При этом в восточно-азиатской части своего ареала этот вид предпочитает, по-видимому, паразитировать на культурных растениях из сем. *Solanaceae* (Abu-Irmaileh, 1979; Sahn, Sinha, 1983; Parker, 1986), тогда как в западных частях ареала (Восточная и Юго-Восточная Европа) — на подсолнечнике. В то же время основными естественными и наиболее обычными растениями-хозяевами *O. cernua* как в Восточной Европе, так и Центральной Азии являются виды *Artemisia*.

Следует также отметить, что недавнее молекулярное исследование с помощью ДНК маркеров не привело к ясным результатам о таксономической значимости различий между формами «*cernua*» и «*cumana*» (Katzir et al., 1996).

Поскольку вопрос о таксономической целостности комплекса *O. cernua* Loefl. — *O. cumana* Wallr. и внутривидовых таксонах *O. cernua* Loefl. продолжает оставаться спорным, мы предприняли попытку дополнить имеющуюся информацию по этому вопросу, используя метод биотестов. В настоящем исследовании ставились следующие задачи: 1) изучить вопрос о естественности и целостности *O. cernua* Loefl., используя метод биологического тестирования и 2) попытаться применить метод

биологического тестирования для различения внутривидовых таксонов этого вида и, возможно, некоторых его экотипов[1]

Материал и методика

В течение 1994—1999 гг. были проведены 2 группы опытов с несколькими сериями в каждой группе по биологическому тестированию подвидов и популяций (географических изолятов, экотипов) *O. cernua* Loefl. (табл. 1). Популяциям даны условные названия, приуроченные к их местонахождению.

В первой группе опыты проводили в горшечных культурах в лаборатории Ботанического музея Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (1994—1999) и на научно-опытной станции БИН «Отрадное» (1994—1998).

Во второй группе опыты проводили в чашках Петри в лаборатории Ботанического музея БИН (1995—1999), в теплице Института физиологии и биохимии растений Тюбингенского университета (Тюбинген, Германия, 1995), а также в теплице Лонг-Аштонской экспериментальной станции Бристольского университета (Бристоль, Англия, 1996).

Вид растений-доноров в той или иной серии опытов указан в табл. 1—4.

В первой группе опытов в глиняные горшки, наполненные смесью почвы и песка (3 : 1), высаживались проростки растений-доноров и на поверхность почвы высевались сухие семена заразихи (1 мл на каждый горшок), которые смешивались с верхним слоем почвы, на глубину 3—5 см. Горшки содержались в течение 1.5—2 мес при естественном освещении и регулярном умеренном поливе (температура: 18—25 °С днем и 15—19 °С ночью). Совместимость паразита и растения-донора определяли по появлению репродуктивных побегов заразихи над поверхностью почвы. Повторность опытов в каждой серии 2—3 горшка.

Вторая группа опытов проводилась в пластмассовых чашках Петри (диаметром 145 мм) с двумя противоположными отверстиями (для корней донора и для вентиляции). Сухие семена заразихи стерилизовали 12.5 %-ным раствором гипохлорита натрия в течение 5 мин, трижды промывали дистиллированной водой и с помощью пипетки равномерно рассеивали на влажную фильтровальную бумагу (3 слоя). Чашки Петри помещали в термостат (при температуре 24—25 °С) для подготовки семян к прорастанию. Через 7 сут чашки Петри с размещенными в них корнями проростков растений-доноров заворачивали в черный крафт или фольгу и выставляли «батареями» в наклонном положении на естественное или искусственное освещение при температуре 18—25 °С и длине дня 8—10 ч. В контрольных опытах стерилизованные сухие семена высевали непосредственно в чашки Петри одновременно с проростками растений-хозяев того вида, с поля которого собирали семена той или другой популяции заразихи. Состояние семян (проростков) паразита и корней растения-хозяина ежедневно контролировали под бинокулярной лупой.

Для получения возможно полной информации о развитии проростков растений-паразитов и особенностях их взаимоотношений с корнями растений-доноров процесс тестирования в чашках Петри был разделен на несколько этапов.

Прорастание — прорастание семян паразита. Процент проросших семян определяли по числу проростков на полосе шириной 0.5 см с каждой стороны вдоль корня растения-донора.

Контакт — контакт нитевидного проростка паразита с поверхностью корня растения-донора.

Адгезия — закрепление (фиксация) верхушки нитевидного проростка паразита на поверхности корня растения-донора посредством выделяемой слизи.

Инвазия — внедрение верхушки (гаустории) нитевидного проростка паразита в ткани корня растения-донора.

---

[1] Экотип — совокупность особей любого вида растений, приспособленная к условиям места обитания и обладающая наследственными признаками, обусловленными экологически (БЭС, 1986, с. 731).

ТАБЛИЦА 1

Происхождение и систематическое положение популяций *Orobanche cernua*, использованных в опытах

Популяция (условное название)	Таксон	Место сбора семян	Год репродукции, растение-хозяин
«Индийская»	1. *O. cernua* var. *desertorum* G. Beck (Beck-Mannagetta, 1930) 2. *O. cernua* subsp. *rajahmundrica* Teryokh. (Teryokhin et al., 1996)	Индия, Андра-Прадеш, г. Раджмундри, Центральный ин-т табака	1994, табак (*Nicotiana tabacum* L.)
«Астраханская»	1. *O. cernua* var. *cumana* (Wallr.) G. Beck (Beck-Mannagetta, 1930) 2. *O. cernua* subsp. *cumana* (Wallr.) Soó (Soó, 1972; Цвелев, 1981) 3. *O. cernua* Loefl. (Joel, 1988) 4. *O. cernua* subsp. *cernua* (Teryokhin, 1997)	Казахстан, Гурьевская обл., с. Ганюшкино (дельта р. Волги, окрестности г. Астрахань)	1986, томаты (*Lycopersicon esculentum* L.)
«Каневская»	1. *O. cernua* var. *cumana* 2. *O. cernua* subsp. *cumana* 3. *O. cumana* Wallr. (Joel, 1988) 4. *O. cernua* subsp. *cernua*	Россия, Краснодарский край, Каневский р-н	1993, подсолнечник (*Helianthus annuus* L.)
«Болгарская»	То же	Болгария, г. Генерал Тошево, с. Зохари Стоянов	1995, подсолнечник
«Саратовская»	» »	Россия, г. Саратов, Саратовский гос. ун-т, Эксперимент. поле	1993, подсолнечник
«Чапаевская»	1. *O. cernua* var *cumana* 2. *O. cernua* subsp. *cumana* 3. *O. cernua* subsp. *cernua*	Казахстан, Северо-Казахстанская обл., пос. Чапаево	1986, дурнишник (*Xanthium strumarium* L.)

Инициация клубенька — начало развития клубенька (особого округлого образования проростка паразита в месте внедрения нитевидного проростка в ткани корня донора).

Инициация побега — начало развития репродуктивного побега паразита из клубенька.

Последний этап означает, что проросток растения-паразита и растение-донор полностью совместимы и паразит может завершить свое развитие на корне тестируемого растения-донора.

ТАБЛИЦА 2

Развитие репродуктивных побегов *O. cernua* на корнях растений-хозяев и других растений-доноров (горшечные культуры)

Вид растения-донора	Популяции *O. cernua*					
	«индийская» (с табака)	«астраханская» (с томатов)	«болгарская» (с подсолнечника)	«каневская» (с подсолнечника)	«саратовская» (с подсолнечника)	«чапаевская» (с дурнишника)
Томат (*Lycopersicon esculentum*)	++	++	−	−	+	+
Табак (*Nicotiana tabacum*)	++	++	−	+	+	+
Подсолнечник «Круглик-41» (*Helianthus annuus*)	−	+	++	++	++	++
Салат (*Lactuca sativa*)	−	−	−	−		−
Овощной перец (*Capsicum annuum*)	−	−	−	−	−	−
Фасоль (*Phaseolus vulgaris*)	−			−		
Кукуруза (*Zea mays*)	−	−	−	−	−	−

Примечание. «+» — единичные репродуктивные побеги паразита в некоторых повторностях опыта «++» — несколько репродуктивных побегов паразита в каждой повторности опыта: «—» — репродуктивные побеги отсутствуют

ТАБЛИЦА 3

Совместимость *O. cernua* с корнями растений-доноров из таксонов потенциальных растений-хозяев и неродственных таксонов (опыты в чашках Петри)

Таксон-донор	Популяция и подвид *O. cernua*	Прорастание, %	Контакт	Адгезия	Инвазия	Инициация клубенька
Lactuca sativa (*Asteraceae*)	«Каневская» (subsp. *cernua*)	> 50	+	+	+	−
	«Индийская» (subsp. *rajahmundrica*)	> 50	+	+	−	
Capsicum annuum (*Solanaceae*)	«Каневская» (subsp. *cernua*)	> 50	+	+	−	
	«Индийская» (subsp. *rajahmundrica*)	> 90	+	+	+	−
Zea mays (*Poaceae*)	«Каневская» (subsp. *cernua*)	> 50	+	+	−	
	«Индийская» (subsp. *rajahmundrica*)	> 50	+	+	+	−
Phaseolus vulgaris (*Fabaceae*)	«Каневская» (subsp. *cernua*)	−				
	«Индийская» (subsp. *rajahmundrica*)	> 80	+	+	+	−

ТАБЛИЦА 3

Развитие проростков *O. cernua* из разных географических изолятов (популяций) на корнях основных видов культурных растений-доноров (опыты в чашках Петри)

Популяция *O. cernua*	Прорастание, %	Контакт	Адгезия	Инвазия	Инициация клубенька	Инициация репродуктивного побега
	А. На корнях подсолнечника (*Helianthus annuus*)					
«Каневская»	> 75	+	+	+	+	+
«Болгарская»	> 75	+	+	+	+	+
«Саратовская»	> 50	+	+	+	+	+
«Чапаевская»	< 25	+	+	+	+	+
«Астраханская»	> 25	+	+	+	+	+
«Индийская»	> 50	+	+	+	+	−
	Б. На корнях табака (*Nicotiana tabacum*)					
«Каневская»	< 1	+	+	+	+	+
«Болгарская»	< 1	+	+	−		
«Саратовская»	> 80	+	+	+	+	+
«Чапаевская»	< 1	+	+	+	+	+
«Астраханская»	> 50	+	+	+	+	+
«Индийская»	> 90	+	+	+	+	+
	В. На корнях томатов (*Lycopersicon esculentum*)					
«Каневская»	< 1	+	+	−		
«Болгарская»	−					
«Саратовская»	< 50	+	+	+	+	+
«Чапаевская»	< 1	+	+	+	+	+
«Астраханская»	> 90	+	+	+	+	+
«Индийская»	> 50	+	+	+	+	+

Результаты исследования

Биологическое тестирование было проведено в 2 формах: в горшечных культурах и в чашках Петри. Мы полагали, что опыты в горшечных культурах дадут результаты, сравнимые с результатами полевых опытов (по сходному характеру учета). В то же время опыты в чашках Петри дают более подробную информацию о взаимоотношениях проростка паразита и корня растения-донора.

1. Опыты в горшечных культурах

Обращает внимание различие результатов тестирования «индийской» (с табачной плантации) и «астраханской» (с поля томатов) популяций, при том что эти популяции относятся к разным подвидам. В том и другом случае растения-паразиты одинаково хорошо развивались на корнях томатов и табака (сем. *Solanaceae*), но проростки из «индийской» популяции не образовывали репродуктивных побегов на корнях подсолнечника (табл. 2). Иные результаты показали растения-паразиты из «болгарской» популяции, семена которых были собраны на поле подсолнечника. Они не образовывали репродуктивных побегов ни на корнях томатов, ни на корнях табака.

Растения-паразиты из других популяций subsp. *cernua* показали иные результаты. Проростки растений-паразитов из «каневской» популяции (также с подсолнечника) образовывали репродуктивные побеги как на корнях подсолнечника, так и на корнях табака, но не образовывали их на корнях томатов. Интересным и необычным было

поведение паразитов из «саратовской» популяции (семена собраны с подсолнечника) и «чапаевской» популяции (семена были собраны с растений *Xanthium strumarium* — одного из сорных (диких) видов растений-хозяев). Проростки паразитов из этих популяций образовывали репродуктивные побеги на корнях всех 3 основных видов культурных растений, избранных для тестирования (как из сем. *Asteraceae*, так и из сем. *Solanaceae*). Проростки из всех тестированных популяций растений-паразитов не образовывали репродуктивных побегов на корнях салата и овощного перца (*Asteraceae*), кукурузы (*Poaceae*) и фасоли (*Fabaceae*) (табл. 2). Причины таких результатов отражены в табл. 3.

2. Опыты в чашках Петри

Результаты тестирования растений-паразитов из обоих подвидов *O. cernua* на доноре — подсолнечнике «Круглик-41» показали общую картину, сходную в целом с результатами в горшечных культурах (табл. 2; 4, А). Как видно из данных этих таблиц, паразиты из популяций с подсолнечника и с *Xanthium strumarium* успешно завершали развитие на корнях подсолнечника «Круглик-41», тогда как растения-паразиты из «индийской» популяции не могли образовывать на корнях этого растения репродуктивные побеги. Опыты показывают, что развитие паразитов из «индийской» популяции нарушается на стадии развития клубеньков до инициации репродуктивных побегов, при том что прорастание семян из этой популяции было столь же активным, как и семян из Asterad-группы популяций;[2] контакт с корнем хозяина, адгезия к его поверхности, внедрение в ткани корня и инициация клубеньков также протекали сходно (табл. 4, А).

На табаке представители большинства тестированных популяций *O. cernua* subsp. *cernua* (из Asterad-группы популяций) показали весьма сходные результаты: массовое (> 50 %) прорастание семян и инициацию репродуктивных побегов (табл. 4, Б). Семена растений-паразитов из «болгарской» популяции в присутствии корней табака образовывали лишь единичные проростки и не развивали репродуктивных побегов.

Очень активное прорастание (до 90 %), массовое развитие клубеньков и инициацию репродуктивных побегов на корнях томатов можно было наблюдать в «индийской» и «астраханской» популяциях (табл. 4, В). Для паразитов из этих популяций томаты (*Lycopersicon esculentum*) являются либо основным, либо одним из основных таксонов растений-хозяев. Семена паразитов из «саратовской» популяции и с *Xanthium* («чапаевская» популяция) также показали массовое прорастание и нормальное развитие на корнях томатов, завершившееся инициацией репродуктивных побегов. С другой стороны, семена паразитов из «болгарской» популяции в присутствии корней томатов не прорастали. Поведение паразитных растений из «каневской» популяции было иным: прорастала лишь незначительная часть семян (< 1 %), а развитие проростков заканчивалось на стадии внедрения в ткани корня донора (табл. 4, В). Развитие клубеньков у проростков этой популяции не обнаружено.

Интересные данные были получены при культивировании растений-паразитов из «индийской» и «каневской» популяций в присутствии корней растений-доноров, не родственных растениям-хозяевам (из семейств *Poaceae* и *Fabaceae*) или из таксонов, принадлежащих к ряду диких видов — потенциальных растений-хозяев (*Lactuca* из сем. *Asteraceae*), а также виду (*Capsicum annuus* из сем. *Solanaceae*), на котором заразиха поникшая не паразитирует (табл. 3). Проростки растений-паразитов обнаружили несовместимость со всеми растениями-донорами. Интересно, что при культивировании наблюдалось массовое прорастание семян из «индийской» популяции растений-паразитов. При этом отмирание проростков происходило на разных стадиях: если развитие проростков паразитов из «каневской» популяции нарушалось на

[2] Популяции *O. cernua*, паразитирующие на таксонах из сем. *Asteraceae* (*Helianthus* и др.), названы нами Asterad-группой; популяции, паразитирующие на таксонах из сем. *Solanaceae* (*Nicotiana*, *Lycopersicon*), отнесены к Solanad-группе.

стадии инвазии, то развитие проростков из «индийской» популяции — на стадии развития клубеньков. Еще более сильные различия были обнаружены при культивировании паразитов из этих же популяций на корнях фасоли. Если семена из «каневской» популяции в присутствии корней фасоли совсем не прорастали, то семена паразитов из «индийской» популяции показали довольно активное прорастание, а развитие их проростков нарушалось только на стадии инвазии в корень донора. Клубеньки при этом не образовывались (табл. 3). Сходные данные были получены и при культивировании в присутствии корней овощного перца.

В заключение следует отметить в качестве постоянного свойства более активное проявление жизнедеятельности у семян и проростков паразитов из «индийской» популяции: семена растений-паразитов из этой популяции всегда прорастали в присутствии корней основного растения-хозяина раньше (через 5—6 дней при посеве сухими семенами против 8—10 дней для паразитов из «каневской» и других популяций subsp. *cernua*) и при этом прорастал больший процент семян. Более энергично происходила инвазия в ткани корня растения-донора и быстрее инициировалось развитие клубеньков, репродуктивных побегов и вторичных гаусториальных корней.

Кроме того, различия проявились и в некоторой асимметрии реакций на различные таксоны растений-доноров: если проростки паразитов из «индийской» популяции никогда не завершают развитие на корнях подсолнечника (хотя и отмирают лишь на стадии клубенька), то представители некоторых популяций из Asterad-группы популяций subsp. *cernua* способны успешно развиваться и на табаке, и на томатах.

Обсуждение результатов

Результаты полевых наблюдений и исследования микроморфологии семян, проведенные в Израиле (Joel, 1988; Jacobsohn et al.. 1991; Jacobsohn, 1994), поддерживают мнение, что Solanad- и Asterad-группы популяций принадлежат 2 разным видам: *O. cernua* Loefl. и *O. cumana* Wallr. соответственно.

Согласно нашей гипотезе (Teryokhin et al., 1996; Teryokhin, 1997; Romanova et al., 1998), вид *O. cernua* Loefl. состоит из 2 подвидов: subsp. *cernua* (паразитирующего на видах из сем. *Asteraceae*, а также на *Lycopersicon esculentum* из сем. *Solanaceae*) и subsp. *rajahmundrica* Teryokh. (паразитирующего в Индии, Пакистане и Непале исключительно на видах культурных растений из сем. *Solanaceae* (*Nicotiana tabacum*, *Lycopersicon esculentum* и *Solanum melongena* L.), согласно данным Sahn, Sinha (1983), Krishnamurty (1996), Teryokhin et al. (1996) , а в Австралии — преимущественно на диких видах из сем. *Asteraceae* (Carter et al., 1996)). Subsp. *rajahmundrica* включает var. *desertorum* G. Beck и var. *australiana* G. Beck (Beck-Mannagetta, 1930), согласно данным микроморфологии семян (Romanova et al., 1998). Эти подвиды, по-видимому, не связаны с кругом растений-хозяев из какого-либо одного семейства (*Asteraceae* или *Solanaceae*), но могут паразитировать на видах из обоих семейств, как вид *O. cernua* Loefl. в целом.

Результаты проведенных биотестов подтверждают нашу гипотезу о таксономическом составе *O. cernua* Loefl. Аргументы в пользу этой гипотезы состоят прежде всего в том, что растения-паразиты из Asterad-группы популяций, расположенных в разных географических регионах (географические изоляты), обнаруживают различную способность к паразитированию на тех или иных видах из общего круга растений-хозяев (табл. 2—4). Так, например, паразиты из «болгарской» популяции способны атаковать только подсолнечник, тогда как растения-паразиты из «каневской» популяции могут паразитировать как на подсолнечнике, так и на табаке, но не способны успешно атаковать томаты. В то же время растения-паразиты из «саратовской» и «чапаевской» популяций могут успешно атаковать как подсолнечник, так и табак и томаты (табл. 2). Паразиты из «индийской» популяции не способны развиваться на корнях подсолнечника, тогда как проростки из «астраханской» популяции, семена которых были собраны на поле томатов, образовали репродуктивные побеги на корнях томатов и подсолнечника (табл. 2).

Результаты тестирования популяций на видах-донорах из других семейств цветковых растений, представители которых не входят в круг растений-хозяев *O. cernua*, подтверждают, по-видимому, целостность этого вида. Кроме этого, они свидетельствуют также о существенных различиях в активности проростков паразитов из разных подвидов. В наших опытах проростки паразитов из «индийской» и «астраханской» популяций отмирали на разных стадиях (табл. 3). Проростки subsp. *rajahmundrica* более активны, чем таковые из subsp. *cernua*. По нашему мнению, географические изоляты (популяции из разных эколого-географических регионов) представляют собой природные экотипы, геномы которых различаются по способности к паразитированию этих экотипов на разных видах растений-доноров (табл. 2). Это особенно отчетливо проявляется при тестировании семян и проростков паразитов из разных популяций одним и тем же видом растения-донора из общего круга растений-хозяев: на корнях подсолнечника (табл. 4, А), на корнях табака (табл. 4, Б) и томатов (табл. 4, В). Возможно, это связано с различиями исторического происхождения этих экотипов и с историческим временем паразитирования на том или ином растении-хозяине, доминирующем среди культур данного региона. Следует иметь в виду при этом, что большинство культурных видов-хозяев заразихи поникшей являются относительно недавними пришельцами с американского континента (подсолнечник, табак, томаты).

Переход заразихи поникшей с видов *Artemisia* на подсолнечник произошел в России не более 200—250 лет тому назад. С нашей точки зрения, subsp. *cernua* пришла в Израиль вместе с подсолнечником, тогда как subsp. *rajahmundrica* могла прийти в эту страну другим путем, возможно вместе с культурой томатов из Индии. Именно поэтому Joel (1988) нашел различия в микроморфологии семян паразита с томатов и с подсолнечника. Таким образом, его данные, по-видимому, не противоречат нашим представлениям о внутривидовой таксономии *O. cernua* Loefl. Эти представления отчасти подтверждаются результатами опытов по биологическому тестированию дурнишника (*Xanthium strumarium*). Дурнишник (сорный дикий вид), как, впрочем, и «саратовская» популяция заразихи поникшей из региона Средней Волги, является «источником» растений-паразитов, способных успешно паразитировать как на подсолнечнике, так и на табаке и томатах (табл. 2, 4). Они, таким образом, являются дополнительным подтверждением того, что разделение заразихи поникшей на Asterad- и Solanad-группы популяций является относительным. Результаты проведенных нами биотестов показывают, что биологическое тестирование популяций заразихи поникшей может служить дополнительным аргументом в пользу целостности оригинального вида *O. cernua* Loefl. В то же время они полезны и для подтверждения внутривидовых таксонов у этого вида (в дополнение к исследованиям микроморфологии семян).

Популяции семян заразихи (subsp. *cernua*) оказались существенно неоднородными по способности к донор-зависимому прорастанию в присутствии корней потенциальных, но «не привычных» для данного географического изолята растений-хозяев. Например, проростки паразитов из популяций Asterad-группы («каневская» популяция) были способны развивать репродуктивные побеги на корнях табака, а проростки растений-паразитов из Solanad-группы («астраханская» популяция) успешно поражали подсолнечник (табл. 4, А, Б). При этом всхожесть семян заразихи резко падала. Сходная ситуация была обнаружена при культивировании семян заразихи, собранных с *Artemisia* в присутствии корней подсолнечника. Таким образом, в пределах одного подвида растения-паразиты из некоторых экотипов преодолевали «барьер» несовместимости.

Выводы

1. Результаты биологического тестирования показывают, что *O. cernua* Loefl. является оригинальным сорно-паразитным видом, круг растений-хозяев которого ограничен таксонами диких и культурных растений из семейств *Asteraceae* и *Solanaceae*.

2. *O. cernua* subsp. *rajahmundrica* отличается от *O. cernua* subsp. *cernua* более быстрым и активным прорастанием и большей агрессивностью проростков в отношении корней растений-доноров, не входящих в круг растений-хозяев. Эти данные подтверждают биологические и экологические различия между 2 подвидами, учитывая выявленные ранее различия в способах вегетативного размножения и микроморфологии семенной кожуры.

3. Согласно результатам биологического тестирования, *O. cumana* Wallr. не имеет таксономического значения. В действительности «*cumana*» некорректное общее название для Asterad-группы популяций, входящих в состав *O. cernua* subsp. *cernua*.

4. Выбор растения-хозяина в месте обитания сорно-паразитного экотипа (географического изолята) определяется, по-видимому, преобладающим распространением в этом регионе той или иной культуры из семейств *Asteraceae* и *Solanaceae*. Геном каждого сорно-паразитного экотипа формируется, вероятно, под влиянием истории его происхождения и в связи с историей культурной флоры региона. Генетические особенности экотипа выявляются в его способности к успешному паразитированию на том или другом потенциальном растении-хозяине (из общего круга растений-хозяев, свойственных виду в целом).

5. Метод биотестов может существенно расширить наши представления о биологии и экологии внутривидовых таксонов и экотипов сорно-паразитных видов и тем самым способствовать разработке новых способов защиты от них.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бейлин И. Г. Цветковые полупаразиты и паразиты. М., 1968. 119 с.

Новопокровский И. В., Цвелев Н. Н. Заразиховые — *Orobanchaceae* Lindl. // Флора СССР / Под ред. Б. К. Шишкина. М.; Л., 1958. Т. 23. С. 19—117.

Терехин Э. С., Шибакина Г. В., Серафимович Н. Б., Кравцова Т. И. Определитель заразиховых флоры СССР. СПб., 1993. 126 с.

Цвелев Н. Н. Orobanchaceae Vent. — Заразиховые // Флора европейской части СССР / Под ред. Ан. А. Федорова. Л., 1981. Т. 5. С. 317—336.

Abu-Irmaileh B. E. Occurence of parasitic flowering plants in Jordan // Plant Disease Reporter. 1979. N 63. P. 1025—1028.

Beck-Mannagetta G. Monographie der Gattung *Orobanche* // Bibliotheca Botanica / Ed. by Ch. Luerssen, F. H. Haenlein. Th. Fisher, Cassel, 1890. H. 19. S. 1—275.

Beck-Mannagetta G. Orobanchaceae // Das Pflanzenreich / Ed. by A. Engler. W. Engelmann, Leipzig, 1930. H. 4. N 261. S. 1—348.

Carter R. J. et al. Occurence and control of *Striga*, *Orobanche* and *Cuscuta* in Australia // Advances in parasitic plant research. Proc. 6th Intern. parasitic weed symp. Junta de Andalusia, Cordoba, Spain, 1996. P. 801—808.

Chater A. O., Rix E. M., Webb D. A. Orobanchaceae // Flora Europaea. Cambridge, 1972. Vol. 3. P. 285—294.

Hess H. E., Landolt E., Hirzel R. Orobanchaceae // Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. Basel; Stuttgardt, 1972. Vol. 3. S. 250—258.

Jacobsohn R. The broomrape problem in Israel and an integrated approach to its solution // Biology and management of *Orobanche*: Proc. 3th Intern. workshop on *Orobanche*. Amsterdam, The Netherlands, 1994. P. 652—658.

Jacobsohn R., Dahlinger B., Eldar E., Agrawal V. P. Crop host range of *Orobanche* species in an experimental field. Proc. 5th Intern. symp. of parasitic weeds. 1996. P. 176—183.

Joel D. M. Orobanche cumana — a new adventive weed in Israel // Phytoparasitica. 1988. Vol. 16. N 4. P. 375.

Kasasian L. Orobanche spp. // PANS. 1971. N 17. P. 35—41.

Katzir N. et al. Use of random amplified polymorphic DNA RAPD markers in the study of the parasitic weed *Orobanche* // Theer. Appl. Genet. 1996. Vol. 93. P. 367—372.

Kleifeld Y., Herzlinger G. Broomrape in sunflowers // Hassadeh. 1984. N 64. P. 1768—1770.

Krishnamurthy G. V. G. Relative susceptibility four crops to *Orobanche cernua* Loefl. under field conditions // Advances in parasitic plant research: Proc. 6th Intern. parasitic weed symp. Junta de Andalusia, Cordoba, Spain, 1996. P. 495—599.

Krishnamurthy G. V. G., Lal and R., Nagarajan K. Further studies on the effect of various crops on the germination of *Orobanche* seed // PANS. 1977. N 23. P. 206—208.

Parker C. Scope of the agronomic problems caused by *Orobanche* species. Biology and control of *Orobanche*. Proc. workshop in Wageningen. Wageningen, The Netherlands, 1986. P. 11—18.

Parker C., Riches C. R. Parasitic weeds of the world. Biology and Control. Wallingford, 1993. 332 p.

Pieterse A. H. The broomrapes (*Orobanchaceae*) — a review: Abstr. on Tropical Agriculture. 1979. N 5. P. 9—35.

Romanova V. O., Teryokhin E. S., Kravtsova T. Y. The intraspecies taxonomy of *Orobanche cernua* Loefl. 1. The system of Beck-Mannagetta (1930) and the data of seed micromorphology. Current problems of *Orobanche* researches. Proc. 4th Intern. *Orobanche* workshop. Dobroudja, Bulgaria, 1998. P. 203—209.

Sahu R. C., Sinha R. Occurence of *Orobanche* in tobacco areas of Nepal and Central Northeastern region of India // Tobacco researches. 1983. Vol. 9. N 9. P. 49—51.

Soó R. Bemerkungen zur Flora Mitteleuropa // Feddes Repertorium. 1972. Vol. 83. N 3. S. 1—197.

Teryokhin E. S. Weed broomrapes: systematics, ontogenesis, biology, evolution. Aufstieg Verlag, Germany, 1997. 182 p.

Teryokhin E. S., Chubarov S. I., Raju C. A. Two modes of the vegetative propagation in *Orobanche cernua* (*Orobanchaceae*) // Advances in parasitic plant research. Proc. 6th Intern. parasitic weed symp. Junta de Andalusia, Cordoba, Spain, 1996. P. 243—248.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 28 XII 1999

SUMMARY

Biological boards and intraspecific taxonomy of *Orobanche cernua* Loefl. were studied by the method of biological tests. This method is based on a donor-dependent germination of seeds of a parasite. Results of biotests show that *O. cernua* is an original weed-parasitic species with host plants from the families *Asteraceae* and *Solanaceae*. This species consists of two subspecies (ssp. *cernua* and ssp. *rajahmundrica*). Five ecotypes (geographical isolates) of ssp. *cernua* from Russia, Bulgaria and Kazakhstan were tested. The choice of the host plant by the ecotype is connected with the history of cultivated flora in the region. Ecotypes have no taxonomical significance, but they do have some genetic memory.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35 : 582.3/9 (571.6)

© Н. С. Пробатова, Э. Г. Рудыка, С. А. Шаталова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ФЛОРЫ ОКРЕСТНОСТЕЙ ВЛАДИВОСТОКА (ПРИМОРСКИЙ КРАЙ)

N. S. PROBATOVA, E. G. RUDYKA, S. A. SHATALOVA. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME PLANT SPECIES FROM THE ENVIRONS OF VLADIVOSTOK CITY (PRIMORSKY REGION)

Приведены числа хромосом (2n) для 36 видов природной и инвазивной флоры из 32 родов и 15 семейств.

Ключевые слова: числа хромосом, флора, Владивосток.

Публикуемые данные представляют очередное сообщение по результатам кариологического изучения флоры Приморского края: п-ова Муравьева-Амурского, на котором расположен Владивосток, и его окрестностей (в том числе природного лесопарка и других охраняемых природных территорий).

Числа хромосом с пометкой (А. С.), (Э. Р.), (С. Ш.) определили А. П. Соколовская (эти данные оставались неопубликованными при жизни автора), Э. Г. Рудыка и С. А. Шаталова. Исследованные образцы растений идентифицировала и сообщение подготовила Н. С. Пробатова. Инвазивные виды (заносные и одичавшие из культуры) отмечены значком «+». Звездочкой у названия отмечен впервые исследованный вид, звездочкой у числа хромосом — впервые установленные числа хромосом.

Araceae

Arisaema peninsulae Nakai (*A. japonicum* auct.), **2n = 28** (Э. Р.). Приморский край, п-ов Де-Фриз (напротив Владивостока), по кромке широколиственного леса, пройденного низовым пожаром, массово, 1998 г., № 7642, М. Чипизубова.

Calla palustris L., **2n = 36** (С. Ш.). Приморский край, окрестности г. Артёма (близ Владивостока), озеро у р. Кневичанки, 1997 г., № 7483, С. Шаталова.

Asteraceae

Artemisia gmelinii Web., **2n = 36** (А. С.). П-ов Муравьева-Амурского, на щебнистом склоне близ ж.-д. платформы Чайка, 1980 г., № 5670, Н. Пробатова.

+*Calendula officinalis* L., **2n = 32** (С. Ш.). Владивосток, Морской Городок, сорное, у фундамента дома, 1998 г., № 7665, Н. Пробатова.

+*Rudbeckia laciniata* L., **2n = 38** (С. Ш.). П-ов Муравьева-Амурского, в районе ж.-д. платформы Чайка, пустырь близ Института биологии моря ДВО РАН, на месте бывшего поселения, 1998 г., № 7623, Н. Пробатова, С. Шаталова.

+*Tussilago farfara* L., **2n = 60** (Э. Р., С. Ш.). П-ов Муравьева-Амурского, трасса Владивосток—Хабаровск, за поворотом на бухту Лазурная, в кювете и на откосе, 1998 г., № 6281, Н. Пробатова, С. Шаталова.

Вид существует в этом месте уже более 25 лет и расселяется.

Balsaminaceae

Impatiens sp., **2n = 14** (Э. Р.). П-ов Муравьева-Амурского, у ж.-д. платформы Чайка, пустырь у места бывшего деревянного строения (вокзала), 1998 г., № 7191,

Н. Пробатова, Э. Рудыка. **2n = 14, 18** (Э. Р.). Владивосток, природный лесопарк между Академгородком и 12-м километром, в тенистом лесном распадке близ частных домиков, в массе, 1998 г., № 7660, Н. Пробатова, Э. Рудыка.

Пока не установленный вид из родства *I. noli-tangere* L., с характерными белыми (а не желтыми, как у *I. noli-tangere*) цветками, венчики в зеве также красновато-точечные. Зацветает раньше, чем бальзамин недотрога, но в дальнейшем (особенно при сухой погоде в начале лета) образует в массе лишь клейстогамные цветки. К осени растение исчезает рано. Листья тонкие, без сизоватого налета. Производит впечатление растения местной флоры, причем относительно редкого, хотя и массового в местах произрастания. В сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (Буч, 1991) виды бальзамина с белыми цветками не приводятся. Следует отметить, что в гербарии венчики у этого вида изменяют окраску с белой на слабо-кремовую. Наконец, для обычного в регионе *I. noli-tangere* известно иное число хромосом: 2n = 20 (Соколовская, 1963; Пробатова, Соколовская, 1981; Рудыка, 1995). Возможно, следует вернуться к пересмотру статуса *I. komarovii* Pobed. (также из этого родства), который был описан Е. Г. Победимовой в 1949 г. по единственному (позднему, сентябрьскому) образцу В. Л. Комарова с исключительно клейстогамными цветками и очень мелкими листьями и который не был признан впоследствии авторами флористических работ по РДВ. — *Н. С. Пробатова.*

Boraginaceae

+*Brunnera macrophylla (Adams) Johnst.*, **2n = 48*** (Э. Р.). П-ов Муравьева-Амурского, у трассы Владивосток—Хабаровск в 2 км от поворота на бухту Лазурную, одичавшее на опушке и рекреационной поляне в хвойно-широколиственном лесу, 1997 г., № 7302, Н. Павлова. Куртина численностью около 400 побегов.

Это полиплоидное число хромосом у вида, для которого ранее было известно только 2n = 12 (Britton, 1951. Цит. по: Хромосомные..., 1969; Давиташвили, 1985), вероятно, является результатом селекции. Вид охотно культивируется в Приморском крае как весеннецветущее декоративное растение и дичает, размножаясь посредством толстых корневищ, а на дачных участках даже становится трудноискоренимым. — *Н. С. Пробатова.*

Brassicaceae

+*Alliaria petiolata* (Bieb.) Cavara et Grande, **2n = 42** (Э. Р., С. Ш.). П-ов Муравьева-Амурского в районе ст. Океанская, Ботанический сад ДВО РАН, фрагмент естественной лесной растительности в пределах коллекционной территории, близ ограды, в травяном ярусе, 1998 г., № 7654, Н. Пробатова, С. Шаталова.

Очень редкое заносное растение (двулетник), известное на РДВ по единственному местонахождению — у Ботанического сада во Владивостоке, где существует по меньшей мере 25 лет, и, как недавно выяснилось, медленно расселяется на территории сада, встречаясь у строений по пустырям и у дорог. — *Н. С. Пробатова.*

+*Bunias orientalis* L., **2n = 14** (Э. Р.). П-ов Муравьева-Амурского, Владивосток, Академгородок, сорное на откосе за виварием БПИ, 1998 г., № 7735, Н. Пробатова.

Вид также существует здесь, по-видимому, около 20 лет.

Callitrichaceae

Callitriche palustris L., **2n = 20** (А. С.). П-ов Муравьева-Амурского, близ ж.-д. платформы Спутник, долина р. Лянчихе, заболоченный луг с мочажинами, 1981 г., № 5979, Н. Пробатова, А. Соколовская; там же, долина р. Лянчихе, 1962 г., № 214, А. Соколовская (образец без плодов).

Fabaceae

Lespedeza bicolor Turcz., **2n = 18** (Э. Р.). П-ов Муравьева-Амурского, природный лесопарк в районе Академгородка, дубняк с леспедецей двуцветной, 1983 г., № 6497, Н. Павлова. Приведено позднейшее уточнение Э. Г. Рудыкой числа хромосом у этого образца.

Lamiaceae

Mentha canadensis L., **2n = 36*** (С. Ш.). Приморский край, окрестности г. Артёма (близ Владивостока), берег озера у р. Кневичанки, 1997 г., № 7482, С. Шаталова.

Liliaceae

+*Lilium lancifolium* Thunb. (*L. tigrinum* Ker-Gawl.), **2n = 24** (Э. Р.). П-ов Муравьева-Амурского, Владивосток, 12-й километр, природный лесопарк, на лесистом склоне близ старых домиков, ушедшее из культуры, 1998 г., № 7661, Н. Пробатова.

Растение широко культивируется в палисадниках и на дачных участках, при этом активно самопроизвольно расселяется в местах культивирования посредством выводковых луковичек в пазухах листьев. Тем не менее этот вид известен на юге Приморья и в составе природной флоры. — *Н. С. Пробатова.*

Melanthiaceae

Veratrum dahuricum* (Turcz.) Loes. fil., **2n = 32 (А. С.). Окрестности Владивостока, в районе ст. Океанской, смешанный лес, 1962 г., № 206, А. Соколовская.

Ранее (Соколовская, 1966) этот вид был ошибочно отнесен к *V. lobelianum* Bernh., последний вид в Приморском крае не встречается, как это следует из обработки В. Ю. Баркалова (1987) для сводки «Сосудистые растения советского Дальнего Востока».

Poaceae

+*Alopecurus brachystachyus* Bieb., **2n = ca. 100** (А. С.). П-ов Муравьева-Амурского, в 3 км к северу от ж.-д. ст. Угольная, луг близ насыпи, 1977 г., № 4673, Н. Пробатова.

+*Arctopoa subfastigiata* (Trin.) Probat., **2n = 42** (А. С.). П-ов Муравьева-Амурского, окрестности ж.-д. ст. Угольная, в сыром кювете дороги к морю, 1979 г., № 5442, Н. Пробатова.

Arundinella hirta (Thunb.) Tanaka, **2n = 36** (А. С.). Мыс Песчаный напротив Владивостока в 2 км к юго-западу от поселка, щебнистый склон морской террасы, 1978 г., № 5244, Н. Пробатова.

Beckmannia syzigachne (Steud.) Fern., **2n = 14** (А. С.). П-ов Муравьева-Амурского, окрестности ж.-д. ст. Угольная, приморская низина, 1979 г., № 5436, Н. Пробатова.

+*Bromus commutatus* Schrad., **2n = 14** (А. С.). Владивосток, на подъездных путях морского порта, 1976 г., № 4553, Н. Пробатова.

Calamagrostis angustifolia Kom., **2n = 28** (А. С.). П-ов Муравьева-Амурского: близ ж.-д. платформы Спутник, долина р. Лянчихе, болотистый пойменный луг, 1981 г., № 5981, Н. Пробатова, А. Соколовская; в 3 км к северу от ж.-д. ст. Угольная, приморская равнина, заболоченный луг, 1977 г., № 4671, Н. Пробатова; мыс Песчаный напротив Владивостока, в 2 км к юго-западу от поселка, сырой луг, 1978 г., № 5245, Н. Пробатова.

C. brachytricha Steud., **2n = 42** (А. С.). П-ов Муравьева-Амурского: Владивосток, близ ж.-д. платформы Морской Городок, приморские обрывы, 1976 г., № 4491, Н. Пробатова; хребет Богатая Грива, средняя треть склона, дубняк с леспедецей двуцветной, 1976 г., № 4509, Н. Пробатова; там же, верхняя треть склона, дубняк с леспедецей, 1976 г., № 4513, Н. Пробатова. **2n = 49** (А. С.). П-ов Муравьева-Амурского, близ ж.-д. платформы Чайка, опушка дубняка, 1975 г., № 4240, Н. Пробатова; мыс Песчаный напротив Владивостока, склон сопки, среди кустарников, 1976 г., № 4485, Н. Пробатова. **2n = 56** (А. С.). П-ов Муравьева-Амурского, хребет Богатая Грива, верхняя треть склона, дубняк с леспедецей двуцветной, 1976 г., № 4512, Н. Пробатова.

Koeleria tokiensis Domin, **2n = 14** (С. Ш.). П-ов Муравьева-Амурского, побережье Уссурийского залива, бухта Три Поросенка, приморские скалы, 1996 г., № 7280, Н. Пробатова.

Milium effusum L., **2n = 28** (А. С.). П-ов Муравьева-Амурского, Владивосток, природный лесопарк Вторая Речка, склон сопки, опушка леса, 1977 г., № 4652, Н. Пробатова.

Poa sichotensis Probat., **2n = 56** (А. С.). П-ов Муравьева-Амурского: окрестности Владивостока, дубняк на склоне в районе ж.-д. платформы Чайка, 1975 г., № 4238, Н. Пробатова; хребет Богатая Грива, дубняк с леспедецей в верхней трети склона,

1976 г., № 4511, Н. Пробатова, мыс Песчаный напротив Владивостока, дубняк на склоне сопки, у выходов коренных пород, 1976 г., № 4490, Н. Пробатова.

P. skvortzovii Probat., **2n = 28** (А. С.). Мыс Песчаный напротив Владивостока, лес на склоне сопки, у выходов скал, 1976 г., № 4486, Н. Пробатова. **2n = 28, ca. 35, 42** (А. С.). П-ов Муравьева-Амурского, хребет Богатая Грива, верхняя треть склона, дубняк с леспедецей, 1976 г., № 4507, Н. Пробатова.

Ranunculaceae

Caltha silvestris Worosch., **2n = 32** (А. С.). П-ов Муравьева-Амурского, окрестности Владивостока в районе ст. Океанской, опушка леса, у ручья, 1978 г., № 4932, Н. Пробатова.

Halerpestes sarmentosa (Adams) Kom. (*H. salsuginosa* auct.), **2n = 16** (Э. Р.). Окрестности Владивостока, в районе пос. Трудовое, на смывах с фермы, 1986 г., № 6703, Н. Пробатова [Рудыка, 1988 — как «*H. salsuginosa*»].

Ranunculus sceleratus L., **2n = 56** (А. С., Э. Р.). Побережье Амурского залива, мыс Песчаный напротив Владивостока, в затопленном понижении у берега моря, 1985 г., № 6580, Н. Пробатова; окрестности Владивостока, окраина пос. Трудовое (г. Артём), близ дороги на смывах с фермы, 1986 г., № 6702, Н. Пробатова.

Rosaceae

Agrimonia pilosa Ledeb., **2n = 56** (Э. Р.). П-ов Муравьева-Амурского, Владивосток, Академгородок, природный лесопарк, на западном лесистом склоне сопки, 1995 г., № 7206, Э. Рудыка, Т. Безделева.

Fragaria orientalis Losinsk., **2n = 14** (Э. Р.). П-ов Муравьева-Амурского, окрестности Владивостока, на задернованном склоне у ж.-д. платформы Чайка, 1995 г., № 7192, Э. Рудыка.

Geum aleppicum Jacq. (*G. strictum* Ait.), **2n = 42** (А. С.). П-ов Муравьева-Амурского: в районе 14-го километра, у лесной дороги, 1980 г., № 5744, Н. Пробатова; близ ж.-д. платформы Спутник, долина р. Лянчихе, среди кустарников, 1981 г., № 5978, Н. Пробатова, А. Соколовская.

Scrophulariaceae

Linaria vulgaris L., **2n = 12** (С. Ш.). П-ов Муравьева-Амурского, Академгородок, сорное на обочине дороги, 1998 г., № 7655, Н. Пробатова, С. Шаталова. Отмечена пара хромосом со спутниками.

Violaceae

Viola collina Bess., **2n = 20** (Э. Р.). Владивосток, долина Второй Речки, парк у Дома молодежи, в затенении под пологом кустарников, 1998 г., № 7676, Н. Пробатова.

V. verecunda A. Gray, **2n = 24** (С. Ш.). П-ов Муравьева-Амурского в районе ст. Океанской, лес Ботанического сада ДВО РАН, под пологом естественного чернопихтово-грабового леса, 1998 г., № 7626, Н. Пробатова, С. Шаталова.

Viola sp., **2n = 24** (Э. Р.). П-ов Муравьева-Амурского в районе ст. Океанской, Ботанический сад ДВО РАН, одичавшее, как сорное на клумбах и на дорожках между камнями, 1998 г., № 7624, Н. Пробатова, С. Шаталова. Растение с толстыми корневищами и темно-розовыми цветками. Установить происхождение растения (культивировавшееся и одичавшее, или занесенное?), как и время его появления, пока не удалось. Самопроизвольно распространяется по территории Ботанического сада.

Документирующие гербарные образцы хранятся в Дальневосточном региональном гербарии (VLA) при Биолого-почвенном институте ДВО РАН (Владивосток).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баркалов В. Ю. Род *Veratrum* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 351—359.

Буч Т. Г. Сем. *Balsaminaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1991. Т. 5. С. 205—210

Давшанидзе М. Т. Числа хромосом представителей семейств *Asteraceae, Boraginaceae, Brassicaceae, Liliceae, Fabaceae, Paeoniaceae, Poaceae, Primulaceae, Ranunculaceae, Rosaceae* флоры Грузинской ССР // Бот журн. 1985. Т. 70. № 5. С. 698—700.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Кариологическое исследование сосудистых растений островов Дальневосточного государственного морского заповедника // Цветковые растения островов Дальневосточного морского заповедника. Владивосток, 1981 С. 92—114.

Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 294—295

Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений юга российского Дальнего Востока // Бот журн. 1995. Т 80. № 2. С. 87—90.

Соколовская А. П. Географическое распространение полиплоидных видов растений. (Исследование флоры полуострова Камчатка) // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1963. № 3. Вып. 15. С. 38—52.

Соколовская А. П. Географическое распространение полиплоидных видов растений: исследование флоры Приморского края // Вестн. ЛГУ Сер. биол. 1966. № 3. Вып. 1. С. 92—106.

Хромосомные числа цветковых растений. Л., 1969. 926 с.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток

Получено 7 XII 1998

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 58 (091)

© Г. И. Родионенко

НЕОЖИДАННАЯ ВСТРЕЧА С Н. И. ВАВИЛОВЫМ

G. I. RODIONENKO. UNEXPECTED MEETING WITH N. I. VAVILOV

Было это в 1940 г. на одном из заседаний Ученого Совета,[1] посвященного деятельности Бориса Алексеевича Федченко. Никто не знал, вплоть до самого директора Б. К. Шишкина, о том, что нас собирается посетить Николай Иванович Вавилов.

Заседание уже близилось к концу, как вдруг открылась дверь и на пороге появился Николай Иванович. Помню, как озарились радостью лица В. П. Савича, Е. Г. Боброва, И. А. Линчевского, М. Я. Школьника и других.

Поздоровавшись с участниками совещания, он напрямик направился к Борису Алексеевичу. Дойдя до него, крепко обнял и несколько мгновений не отпускал из своих крепких объятий. Лица обоих светились радостью. По этой встрече сразу было видно, что оба знают друг друга не только по книгам!

Оторвавшись от юбиляра, Вавилов обернулся к участникам заседания и произнес несколько теплых фраз, подчеркнув дружбу между коллективами ВИР и БИН. Все ждали, что он останется с юбиляром до конца заседания. Но Николай Иванович, так и продолжавший стоять рядом с Борисом Алексеевичем, попрощался с присутствующими на заседании, сказав, что его, к сожалению, ждут неотложные дела, и быстро покинул зал.

Прошло с того дня почти 60 лет, а в памяти моей навсегда запомнился этот день. Я знал многих, кто трудился в ВИР и в огромной, разбросанной по всему Союзу сети опытных станций, которые периодически посещал Николай Иванович. Бывая в домах этих простых тружеников, мне многократно приходилось видеть на стенах портрет дорогого их сердцу Николая Ивановича Вавилова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 15 III 1999

[1] Речь идет о чествовании Б. А. Федченко в связи с 45-летием его научной деятельности в зале Ученого Совета Ботанического института (Ленинград). Есть и специальная статья Н. И. Вавилова о Б. А. Федченко. (Советская ботаника. 1940. № [illegible] С. 3—4). — *Комментарий рецензента.*

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 581.5

Б. М. МИРКИН, Л. Г. НАУМОВА. НАУКА О РАСТИТЕЛЬНОСТИ (ИСТОРИЯ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ОСНОВНЫХ КОНЦЕПЦИЙ). УФА: ГИЛЕМ, 1999. 413 С.

K. A. KUDINOV, G. S. ROSENBERG, S. V. SAKSONOV. *B. M. MIRKIN, L. G. NAUMOVA.* VEGETATION SCIENCE. 1999

Выхода в свет этой книги ожидали давно: на рубеже веков она должна была стать своего рода итогом активной работы башкирских геоботаников по синтезу нового междисциплинарного научного комплекса (МДК), который они назвали «наукой о растительности» (НОР). В предисловии к своей работе Б. М. Миркин и Л. Г. Наумова (с. 10) так формулируют цель исследования: «...дать обзор истории и современного состояния основных концепций НОР», при этом постулируется, что «науки НОР исследуют закономерности отношений растений друг с другом и условиями среды в пространстве и во времени на уровнях от индивидуума и популяции до растительности крупных фитохорий» (с. 8). Фактически с «точностью до запятой» и акцентом на «растительную составляющую» это есть определение экологии (например, «экология — это наука о взаимоотношениях живых существ между собой и с окружающей их неорганической природой, о связях в надорганизменных системах, о структуре и функционировании этих систем...» (Чернова, Былова, 1988 : 3) или «экологию можно определить как систему научных дисциплин, изучающих жизнь на надорганизменном уровне организации... Экология имеет дело в основном с той стороной взаимодействия организмов со средой, которая обусловливает развитие, размножение и выживание особей, структуру и динамику популяций (видового населения) и сообществ и их роль в протекающих в биоценозах процессах...» (Гиляров и др., 1977 : 3—4). И здесь авторы явно нарушают ими же используемый в дальнейшем (с. 25) принцип «бритвы Оккама»,[1] так как «наука о растительности» оказывается тождественной «экологии растительности и растений».

Излагаемая в книге структура НОР весьма дискуссионна, как, впрочем, и любая попытка структурирования (классификации) науки. Эта задача особенно трудновыполнима в период «лавинообразного увеличения объема знаний», когда отчетливо влияние двух наукоформирующих тенденций — дифференциации и интеграции. Объективно классифицировать «живую», развивающуюся науку практически невозможно: она так же континуальна, как и само знание. Однако, когда возникает необходимость синтеза некоего МДК, основой становится возможность очертить круг рассматриваемых вопросов. В первой же фразе первой главы «Методология современной НОР: концепция континуума» сформулирована идеология рецензируемой работы: «Парадигма современной НОР — это континуальный взгляд на природу всех элементов растительности (от популяции до фитосферы) и прагматический редукционизм, т. е. сведение континуальных явлений к системе дискретных единиц» (с. 12).

[1] *Принцип «бритвы Оккама»*, известный в науке так же, как *принцип бережливости*, *принцип простоты* или *принцип лаконичности мышления*, был сформулирован в XIV в. английским философом Уильямом Оккамом в следующем виде: *frustra fit plura, quod fieri potest pauciora* — не следует делать посредством большего то, что можно достичь посредством меньшего.

Особый интерес для целей построения теории НОР представляет подробное обсуждение авторами содержания основного объекта фитоценологии — фитоценоза (глава 4). Живо описав суть дискуссии по этому термину, критикуя и ценофункциональное (организмистское) определение фитоценоза Б. Н. Норина, и клинальное (континуалистическое) понимание фитоценоза В. И. Василевичем, авторы, к сожалению, не дают определения, которое они рекомендовали бы в качестве «основного» для НОР, а ограничиваются неоднократными указаниями на договоренность прагматического понимания «фитоценоза как любого условно однородного контура растительности» (с. 118). Такая попытка дать прагматическое определение фитоценоза есть не что иное, как построение операционального определения по P. Juhasz-Nagy (1968). Однако эта попытка не завершена, так как в определении (точнее, в договоренности) отсутствует указание на способ сведения к дискретности любой непрерывности в растительности.

Кстати, ранее Миркин (1985) указывал на один из возможных вариантов выхода из этой ситуации: проводить редукцию континуума с использованием строгих количественных методов, но при этом масштаб разбиения будет все равно задан субъективно. Т. е. в рамках конкретной исследовательской методологической программы можно попытаться свести субъективизм задания масштаба разбиения континуума к дедуктивной оптимизационной модели. Только в этом случае «такой „количественный субъективизм" и обеспечит совпадение результатов у разных исследователей, работающих по одной методике» (Миркин, 1985 : 52).

Несомненно, к числу удачных следует отнести и разделы, касающиеся концепции экологических ниш растений, форм организации фитоценозов, классификации, синдинамики. «Наведение порядка» в концептуальных основах изучения горизонтальной структуры растительных сообществ — это еще одна сильная сторона рецензируемой работы. Проведен анализ критериев различения мозаичности (с. 166) и выделено 5 ее вариантов: мозаика регенерационная, клоновая, фитоэнвайронментальная (неудачный, «корявый» термин), аллелопатическая и зоогенная.

Заслуга авторов и в том, что им удалось изложить теоретические конструкции НОР практически без использования математической символики. К сожалению, там, где без этого обойтись было невозможно (в частности, табл. 17 на с. 87), вполне элементарные математические формулы приобрели вид каких-то загадочных дифференциальных уравнений («dT» — это всего лишь промежуток времени между наблюдениями) и при воспроизведении (цитировании) формул допущено множество пропусков знаков деления и скобок.

Наконец, последняя глава работы «Общие закономерности развития и современное состояние НОР» — это прекрасный пример науковедческого анализа нового МДК. Авторы предложили оригинальное национально-территориальное деление НОР на 5 основных традиций (южноевропейская, немецкая, англоязычная, прибалто-скандинавская и русская), подробно проанализировали деятельность Международной ассоциации науки о растительности (IAVS) и ее центрального органа — «Journal of vegetation science».

Однако, по нашему убеждению, в книге не получили достойного отражения основные концепции очень важного направления НОР инфраценотического уровня, объединяемые наукой «ботаническая география». К сожалению, в наши дни ботаническая география потеряла своих лидеров (Д. И. Литвинов, А. А. Гроссгейм, М. Г. Попов, Ю. Д. Клеопов, Г. Э. Гроссет, А. И. Толмачев и др.), которые смогли бы развить ее в самостоятельный МДК. Флороведение (синоним ботанической географии) по объему, структуре, традициям, прикладному значению и важности для экологии ничуть не уступает НОР в понимании Миркина и Наумовой. А вместе они дают единое представление об эволюции, роли и значимости в биосфере природного феномена, каковым является растительный покров.

Растительный покров, как единое явление, традиционно изучается с 2 сторон — отдельных элементов, его слагающих (таксонов любого ранга или групп отдельных растений, выделенных по любому признаку или качеству), и сочетаний растений

(также выделяемых по каким-либо признакам). Методы, цели и задачи изучения растительного покрова, используемые представителями одного (флористического) и другого (ценотического) направлений, зачастую совпадают и всегда дополняют и обогащают друг друга. И это также подтверждает единство растительного покрова.

Явная недооценка авторами роли флороведения в изучении растительного покрова привела к очень сжатому и далеко не полному изложению основ этого направления. Все тенденции развития флороведения (с. 225) свелись к 3 подходам изучения флоры — классическому методу (ярким представителем которого был В. Н. Тихомиров), нетрадиционному толмачевскому (который развивает Б. А. Юрцев) и количественному (который развивает Л. И. Малышев). Одна из причин этого кроется во взглядах Миркина и Наумовой на флору как на «видовой пул», поставляющий виды для их комбинирования в ассамблеи-сообщества. Эта мысль повторяется в разных частях книги (см. с. 224, 226, 286). В рецензируемой книге не нашли своего отражения вопросы флорогенеза, структуры, классификации и динамики флор. Не рассмотрены и актуальные проблемы, связанные с охраной флористического разнообразия.

Отрыв друг от друга понятий «флора» и «растительность» приводит к превращению той или иной науки, изучающей эти явления, в «супернауку», что по отношению к флористике (в объеме понятий Б. А. Юрцева и отчасти Р. В. Камелина) осуждается авторами рецензируемой книги (с. 228—231).

Стратегические цели работы Б. М. Миркина и Л. Г. Наумовой — окончательное и бесповоротное формирование у будущих исследователей экологического мировоззрения мирового уровня, выявление и утверждение приоритетов русскоязычных научных школ и вывод национальных традиций НОР на передовые позиции — можно считать достигнутыми. Вот почему эта книга будет полезна и студенту, и аспиранту, и доктору наук

Около четверти площади книги (исключая библиографию) занимает «Продромус и диагностические единицы растительности территории бывшего СССР» (с. 335—405). Библиография содержит 808 наименований процитированных работ (больше половины — иностранных), причем «пик цитирования» приходится на начало 1990-х гг.; иными словами, это наиболее современная библиография среди работ фитоценологического плана.

По своему содержанию рецензируемая книга вполне может быть рекомендована в качестве если не учебника, то учебного пособия. Правда, при ее последующих изданиях хотелось бы видеть более подробный справочный аппарат — предметный указатель, краткий терминологический словарь, именной указатель и особенно расшифровку многочисленных сокращений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гиляров М. С., Винберг Г. Г., Чернов Ю. И. Экология — задачи и перспективы // Природа. 1977. № 5. С. 3—11.

Миркин Б. М. Теоретические основы современной фитоценологии. М., 1985. 136 с.

Чернова Н. М., Былова А. М. Экология. М., 1988. 272 с.

Juhasz-Nagy P. Some theoretical problems of synbotany. 3. The importance of methodology // Acta Univ. Debrecen. Ser. Biol 1968 Vol. 6. P. 65—77.

© *К. А. Кудинов, Г. С. Розенберг, С. В. Саксонов*

Жигулевский заповедник им. И. И. Спрыгина
Жигулевск
Институт экологии Волжского бассейна РАН
Тольятти
E-mail: ecolog@attack.ru

Получено 24 II 2000

В РУССКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31 : 006.3

© О. А. Семихатова, Т. Г. Маслова, К. Е. Чеботарева

О ДЕЯТЕЛЬНОСТИ СЕКЦИИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ РБО В ПЕРИОД С СЕНТЯБРЯ 1998 ПО МАРТ 2000 г.

O. A. SEMIKHATOVA, T. G. MASLOVA, K. E. CHEBOTAREVA. ON THE ACTIVITY OF THE SECTION OF ECOLOGICAL PLANT PHYSIOLOGY (RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY) SINCE SEPTEMBER 1998 TILL MARCH 2000

За отчетный период секцией экологической физиологии растений РБО проведено 12 заседаний, на которых заслушано 20 докладов. На докладах присутствовало от 20 до 30 членов Ботанического общества и гостей. Наиболее значительные доклады («Чтения, посвященные памяти академика С. П. Костычева и академика А. С. Фаминцына») собирали более 60 слушателей и активных участников обсуждения.

В работе секции за отчетный период участвовали ученые Института биологии Казанского отделения РАН, Уральского государственного университета (Екатеринбург), Санкт-Петербургского университета (СПбГУ), Государственного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства (ГосНИИОРХ), Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР), Биологического научно-исследовательского института при СПбГУ (БиНИИ) и Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН). Из Ботанического института докладчиками и активными участниками обсуждений были преимущественно сотрудники 3 лабораторий: экологической физиологии, анатомии и морфологии, флоры и растительности. С докладами выступали как молодые, так и ведущие специалисты — акад. РАН И. А. Тарчевский, чл.-кор. РАН Ю. В. Гамалей, заслуженный деятель науки, заведующий кафедрой физиологии растений СПбГУ В. В. Полевой.

Тематика заседаний секции была продуманной. Были приглашены докладчики с обзорными докладами по проблемам, представляющим «точки роста» современной физиологии. Такими были оба Костычевских чтения. И. А. Тарчевский говорил о механизмах передачи стрессовых сигналов от рецептора до гена, кодирующего образование соответствующих защитных веществ. Ю. В. Гамалей прочел лекцию о новейших, в частности разрабатываемых им самим, вопросах транспорта ассимилятов. По инициативе секции на ее заседаниях было заслушано 3 обзорных доклада по фундаментальной физиологии. Цель этих докладов — ознакомление аудитории с быстро развивающимися важными направлениями, такими как внутриклеточный транспорт белков, ферментативные изменения свойств клеточных стенок, повреждение фотосистем при фотоингибировании и пр. Для таких обзоров приглашались специалисты, разрабатывающие именно эти вопросы, и их лекции играли просветительскую роль.

В соответствии с направленностью работы всего Ботанического общества секцией уделялось внимание проблемам эволюции. Это лекция Ю. В. Гамалея, посвященная транспортной системе растений, и специальное заседание по симбиогенезу, посвященное памяти акад. А. С. Фаминцына, на котором были заслушаны доклады В. В. Полевого «А. С. Фаминцын и проблемы эволюционной биологии», Ю. В. Гама-

лея «Жизненный цикл растений: онто- или симбиогенез», А. Б. Пиневича «Современные представления о симбиотическом происхождении хлоропластов и митохондрий» и ... Заварзина «Особенности лишайникового симбиоза». На большинстве заседаний секции (13 докладов из 20) обсуждались вопросы экологической физиологии — особенности обмена веществ у различных эколого-географических типов растений и связи этих растений с окружающей средой. Это доклады молодых ученых. ... Ю. Сёмкиной (совместно с Ю. В. Гамалеем) «Зональное распределение растений Арктики в связи с особенностями их транспортной системы», ... Ивановой (Екатеринбург) «Количественная характеристика структуры фотосинтетического аппарата растений с разным типом экологических стратегий», С. А. Шерстневой (из ГосНИИОРХ) «Родоксантин в пигментном аппарате листьев растений при неблагоприятных условиях среды», О. В. Войцеховской «Оценка внутриклеточных концентраций метаболитов в листьях растений с различным типом транспорта ассимилятов». На совместном заседании секции морфологии и анатомии и секции экологической физиологии по теме «Структурно-функциональная характеристика листа ранневесенних эфемероидов» были заслушаны доклады Е. А. Мирославова, Н. С. Мамушиной, ... Т. И. Ивановой и др.

В работе секции следует отметить 2 особенности. Во-первых, это работа с молодежью. Мы стараемся активно вызывать готовящихся к защите кандидатских диссертаций и еще более молодых ученых на заседания секции с докладами, после которых проводится подробное обсуждение представленных материалов, относящихся к ним литературных сведений и даже формы изложения. В отчетный период состоялись 4 таких заседания. Второй особенностью работы секции можно назвать выбор докладов, тематика которых интересна не только физиологам. В последние годы секция физиологии растений РБО в контакте с Санкт-Петербургским отделением Общества физиологов растений (РОФР) выполняла, по мере сил, функцию объединения физиологов нашего города. В связи с тем что в науке «прорывы» в будущем, обычно происходят на стыке разных дисциплин, на секцию приглашались физиологи с докладами, которые представляли интерес и для специалистов других отраслей ботаники. Это отразилось в совместных заседаниях секции экологической физиологии с СПб. отделением РОФР и с другими секциями РБО. За отчетный период проведено 1 совместное заседание с секцией флоры и растительности и 4 совместных заседания с секцией морфологии и анатомии растений. Участники съезда РОФР (прошедшего в Москве 4—9 октября 1999 г.) — Ю. В. Гамалей, ... Т. В. Чиркова, Э. А. Гончарова — на совместном заседании секции физиологии РБО и СПб. отделения РОФР познакомили петербургских ученых с основными направлениями работы физиологов России и зарубежных стран и наиболее интересными докладами, представленными на съезде. Мы надеемся, что стремление к объединению интересов, к сближению разных специалистов сохранится и в будущем.

Что касается трудностей в работе Секции экологической физиологии растений, то значительная часть их зависит от состояния науки в настоящее время. Так, функцию объединения ученых-физиологов Секции вести особенно сложно из-за того, что несколько центров, развивающих эколого-физиологические исследования, оказались вне России (Узбекистан, Таджикистан, Грузия). А у тех ученых, которые работают внутри страны, нет средств на поездки. Однако следует с удовлетворением отметить, что некоторые учреждения, несмотря на трудности, присылают свою молодежь с докладами на секцию РБО, это Институт биологии Коми НЦ РАН в Сыктывкаре и Уральский государственный университет в Екатеринбурге.

Недостаток в работе секции — это малая посещаемость заседаний секции студентами петербургских вузов.

Перспективы работы секции на будущее представляются следующими.

1. Активное сотрудничество с представителями различных ботанических специальностей в форме совместных заседаний. Секция экологической физиологии предлагает создание межсекционного семинара в рамках РБО, посвященного наиболее

актуальным проблемам биологии и объединяющего специалистов, работающих в разных областях.

2. Привлечение на заседания секции с докладами физиологов растений из других городов и научных учреждений С.-Петербурга для расширения контактов и создания проектов совместных работ.

3. Сотрудничество с кафедрами ботаники и физиологии и биохимии растений Санкт-Петербургского университета с целью привлечения студентов и аспирантов в качестве слушателей и докладчиков на заседания секции.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 25 IV 2000

УДК [illegible](571.6)

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № [illegible]

ПРИМОРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА В 1999 ГОДУ

V. P. VERKHOLAT. THE PRIMORYE BRANCH OF THE RUSSIAN BONATICAL SOCIETY IN 1999

В истекшем 1999 г. приморская ботаническая наука снова понесла утрату. На 82-м году ушла из жизни Клавдия Дмитриевна Степанова — д. б. н., старейший член Ботанического общества, ведущий геоботаник Дальнего Востока, которая внесла большой вклад в познание луговой растительности Сахалина, Камчатки и Приморского края.

В мае состоялось заседание, посвященное памяти доктора биологических наук Галины Эразмовны Куренцовой в связи с 90-летием со дня рождения. Об основных этапах жизненного пути и научной деятельности Г. Э. рассказал Ю. [illegible]. О годах совместной работы с Г. Э. в стенах Биолого-почвенного института поделились В. А. Розенберг, В. Я. Черданцева, Н. С. Павлова, Т. А. Безделева и другие сотрудники Дальневосточного отделения РАН, которым выпало счастье встречаться или работать с этой удивительно работоспособной женщиной. В июле — в годовщину смерти С. С. Харкевича — члены Ботанического общества собрались, чтобы почтить память бессменного в течение многих лет председателя Приморского отделения РБО, выдающегося ученого, увлеченного ботаника. Был отмечен огромный вклад С. С. в развитие ботанической науки на Дальнем Востоке, в укрепление [illegible] Гербария. На декабрьском заседании члены Приморского отделения общества и присутствующие гости почтили память В. Н. Ворошилова — выдающегося ботаника, внесшего огромный вклад в дело изучения флоры Дальневосточного края.

Но жизнь продолжается, и в Приморское отделение РБО вливаются молодые силы. Членами общества в истекшем году стали А. Б. Безделев (аспирант Лаборатории высших растений Биолого-почвенного института — БПИ ДВО РАН), [illegible] Вольнец (младший научный сотрудник Лаборатории палеоботаники БПИ ДВО РАН), Г. Ф. Дарман (ведущий инженер Ботанического сада АмурНЦ ДВО РАН), М. В. Черепанова (научный сотрудник Лаборатории палеоботаники БПИ ДВО РАН).

В течение года было проведено 8 заседаний Приморского отделения РБО, на которых были заслушаны 2 научных доклада, доложена информация о 2 международных симпозиумах и заграничных командировках и просмотрены 2 видеофильма.

В. В. Татаринов (Тихоокеанский институт географии — ТИГ ДВО РАН, г. Владивосток) на июньском заседании доложил результаты своих исследований внутривидовых форм ели аянской и представил их классификацию. Анализ изменчивости формы семенных чешуй позволил автору выявить спектр фенотипов вида и распре-

делить все их многообразие по более крупным категориям, которые объединяют фенотипы по сходству генерализованной формы семенных чешуй. Выявлены 5 внутривидовых форм ели аянской, проведено количественное распределение особей по выявленным фенотипам и внутривидовым формам. Разработанная внутривидовая классификация позволяет разобраться в сложной таксономии всей секции *Casicta*

М. Х. Ахтямов (Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, г. Хабаровск) на одном из декабрьских заседаний сделал доклад на тему: «Классификация растительности поймы Амура» Исследования посвящены актуальной проблеме — выявлению разнообразия растительности и разработке классификации сообществ с применением подходов Браун-Бланке на малоисследованной в этом отношении территории. Предложенный доклад представляет собой результат многолетних исследований растительности поймы р. Амур, проведенных автором в 1982—1998 гг. Классификация охватывает основные типы растительных группировок: луга, прирусловые ивовые, ивово-тополевые, ильмовые, ясеневые леса, травяные болота, прибрежно-водную растительность и степи. Установленные синтаксоны достаточно полно охарактеризованы с экологической, динамической и географической точек зрения и дают представление о тенденциях антропогенной изменчивости. Полученные результаты обладают несомненной научной новизной, обоснованы достаточными фактическими материалами. Исследования носят законченный характер, они получили высокую оценку при обсуждении. Выполненная работа рекомендована к представлению в виде докторской диссертации.

В. А. Недолужко (Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток) рассказал о работе IX Научного Международного конгресса (Тайвань, Тайбей). На симпозиуме «Biodiversity in the Pacific» он выступил с докладом «Rare woody plants of Russian Far East», в который включил и информацию о современном состоянии ботанических исследований на российском Дальнем Востоке.

Ю. И. Манько (БПИ ДВО РАН) был участником международного симпозиума «Окружающая среда и развитие стран Японского моря». Симпозиум организован научно-исследовательским центром региона Японского моря при университете г. Тояма На нем были заслушаны 5 заказанных докладов. Доклад Ю. И. был посвящен основным направлениям рационального исследования, охраны и воспроизводства лесов Приморского края.

Е. П. Кудрявцева (ТИГ ДВО РАН) и **В. Н. Дюкарев** (БПИ ДВО РАН) на мартовском заседании поделились своими впечатлениями о природе горного массива Чанбайшань (северо-восточный Китай). В июне 1998 г. по приглашению Института прикладной экологии Китайской Академии наук эти сотрудники посетили биосферную станцию Чанбайшань и одноименный горный массив. Гора Чанбайшань (2691 м) — высшая точка не только северо-восточного Китая, но и всей Маньчжурской флористической провинции. Это область современного вулканизма: в исторический период с 580 по 1898 г. зафиксированы 16 извержений вулкана, а в настоящее время наблюдается активная гидротермальная деятельность. С 1960 г. эта территория имеет статус охраняемой, но при этом горный массив является местом массового туризма. Туристов привлекает в основном озеро в кратере вулкана. На склонах вулкана хорошо развиты типичная для провинции высотная поясность широколиственных (в основном дубовые), кедрово-широколиственных, темнохвойных (кедрово-еловых и еловых), каменноберезовых лесов и пояс тундр. В отличие от прибрежных хребтов кедровый стланик на горном массиве Чанбайшань является большой редкостью. Экосистемы горного массива развиваются под постоянным влиянием вулканической деятельности, и с этой точки зрения могут считаться молодыми. Верхняя граница леса, проходящая на высоте 2200 м над ур. м., является не климатической, а эдафической. По данным китайских исследователей, в пределах горного массива на площади 1900 км² произрастают около 1300 видов сосудистых растений. Станция Чанбайшань создана в 1978 г. и в том же году получила статус биосферной. Основные направления исследований связаны с изучением лесных экосистем. Проводятся работы по изучению физиологии растений, ведутся метеонаблюдения. Здесь проходят

стажировку как китайские, так и иностранные специалисты. Станция имеет свои научные издания.

В октябре члены общества собрались, чтобы просмотреть 2 видеофильма. Один из них был отснят **В. А. Недолужко** во время экспедиционных работ, проводимых с целью изучения флоры о-ва Русский (Приморский край). Второй фильм «Загадки озера Эльгыгытгын (Западная Чукотка)» был предложен для просмотра **А. В. Галаниным**, который рассказал об истории создания фильма и проблемах изучения этого уникального природного объекта. Оба фильма вызвали большой интерес у присутствующих и многочисленные вопросы к докладчикам.

На декабрьском заседании сотрудник Института биологии моря ДВО РАН **М. В. Пропп** сделал интересный доклад «Природа и менеджмент Южной Африки», основанный на впечатлениях от посещения Южной Африки.

23—25 августа Биолого-почвенный институт ДВО РАН при участии Приморского отделения РБО и при финансовой поддержке Экологического фонда Приморского края, Приморского управления лесами, ОАО «Тернейлес» и ОАО «Приморсклеспром» провел Международную конференцию «Леса и лесообразовательный процесс на Дальнем Востоке», посвященную 90-летию со дня рождения выдающегося исследователя лесов и в целом природы Дальнего Востока члена-корреспондента РАН Б. П. Колесникова. В работе конференции приняли участие около 100 ученых, в том числе из Японии, Республики Корея, Германии и Швейцарии. Заслушаны 39 докладов. Изданы материалы конференции.

28 декабря 1999 г. прошли очередные 53-и Комаровские чтения, которые состоялись в уютном зале Ботанического сада-института ДВО РАН. Были зачитаны 6 докладов: «Конспект и анализ флоры Амурской области» (**В. М. Старченко** — Амурский ботанический сад ДВО РАН, г. Благовещенск), «Сосудистые растения Русского острова» (**В. А. Недолужко, Н. И. Денисов** — Ботанический сад-институт ДВО РАН), «Кариотаксономический анализ и биогеография дальневосточных фиалок» (**Н. С. Пробатова, Т. А. Безделева, Э. Г. Рудыко** — БПИ ДВО РАН), «Региональные экологические шкалы для лесов Уссурийского заповедника имени В. Л. Комарова» (**Е. В. Тимошенкова, Т. А. Комарова** — БПИ ДВО РАН), «Растительный покров западного побережья залива Петра Великого» (**В. П. Верхолат, С. В. Осипов** — БПИ ДВО РАН), «Структура растительного покрова Сусуманского района» (**А. В. Беликович** — БПИ ДВО РАН). Зачитанные доклады подготовлены в очередное издание «Комаровских чтений».

© *В. П. Верхолат*

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток

Получено 28 II 2000

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

INDEX OF NEW PLANT NAMES

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2001. Т. 86. № 1)

ВОДОРОСЛИ — ALGAE

Стр.

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2001. VOL. 86. N 1)

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2001. Т. 86. № 1) Стр.